

Archiv für Protistenkunde

Begründet von

Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin Prag

39. Band

Mit 17 Tafeln und 160 Textfiguren



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1919

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 10. August 1918.)

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 28. September 1918.)

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 10. Februar 1919.)

Besprechungen:

Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung) der Phytomonadinen (Volvocales).

Programm der Untersuchungen und I. Mitt.: Über die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum* Dangeard.

Von

Max Hartmann,

Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie.

(Hierzu Tafel 1—3 und 2 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Programm der Untersuchungen.

Mit der vorliegenden Arbeit soll eine Reihe von Veröffentlichungen über Phytomonadinen beginnen, die sich auf die Morphologie und Physiologie des Formwechsels im weitesten Sinne, also der ontogenetischen Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung beziehen. Diese Untersuchungen gehen bereits auf das Jahr 1902 zurück; sie wurden damals begonnen, angeregt einmal durch den von R. Hertwig aufgerollten Komplex von Problemen, die er mit seiner Kernplasmarelation in Zusammenhang gebracht hat, andererseits von den zoologischerseits damals und noch heute viel zu wenig gewürdigten, bahnbrechenden Untersuchungen von Klebs über die Physiologie der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen.

R. Hertwig hatte bekanntlich in seiner Kernplasmatheorie zum erstenmal den Versuch unternommen, die Physiologie, also die Frage nach den Ursachen der Fortpflanzung, biologisch zu erklären, indem er das quantitative Verhältnis von Kern und Protoplasma dafür verantwortlich machte. Dieses von ihm aufgestellte cytologische Prinzip dehnte er dann auch noch auf die zur Erklärung von Geschlechtsdifferenzierung und Befruchtung aus, wobei es aber unbemerkt mit teleologischen Gedankengängen vermengt wurde. Auch war, besonders durch die Art der experimentellen Behandlung, die von O. Bütschli und A. Weismann angeregte, zuerst von Maupas eingehend experimentell geprüfte Frage der sog. Unsterblichkeit oder dem Altern der Protozoen mit dem Problemkomplex verknüpft worden. Die Hertwig'sche Hypothese hat sich, wie die Zwischenzeit gezeigt hat, äußerst fruchtbar erwiesen und Gelegenheit zu einer Reihe von Experimenten gegeben, die das Geltungsbereich des Prinzips wenigstens für gewisse Fälle ergaben, ohne allerdings die weitgehenden Hoffnungen Hertwig's zu erfüllen.

Die Absichten von Klebs waren bescheidenere. Er suchte einfach bei einer großen Anzahl von Algen und Pilzen in jahrelang durchgeführten, gewissenhaften Versuchen, die physiologischen Bedingungen für die verschiedenen Arten der Fortpflanzung, der geschlechtlichen wie der mancherlei ungeschlechtlichen, festzustellen. Sie haben zu dem bemerkenswerten Resultat geführt, daß in einigen Fällen, in denen der Experimentator diese Bedingungen völlig ausfindig machen konnte, es ganz von den Außenbedingungen abhängt, welche Art der Fortpflanzung der Organismus zur Ausführung bringt. Auf eine tiefere, kausale Erklärung, die natürlich wie die R. Hert-

wig'sche wohl vor allem an cytologische innere Verhältnisse anknüpfen müßte, hatte Klebs verzichtet.

Ich hatte mir nun die Aufgabe vorgenommen, gewissermaßen die Hertwig'sche und die Kleb'sche Fragestellung und Forschungsrichtung zu verbinden und mich dabei ähnlich gut züchtbarer Objekte mit durchsichtigerem, pflanzlichem Stoffwechsel zu bedienen wie Klebs. Zugleich sollte dabei geprüft und versucht werden, ob nicht noch andere aus der Cytologie entspringende Gesichtspunkte zur theoretischen Begründung herangezogen werden konnten, als sie in dem R. Hertwig'schen Prinzip gegeben war, das nicht auf alle, so mannigfachen cytologischen Verhältnisse bei Protisten zu passen schien. Ich dachte dabei vor allem daran, ob sich nicht aus den gerade damals von Schaudinn konzipierten Anschauungen über die Konstitution der Protozoenzelle, auch für die experimentelle Behandlung der hier ins Auge gefaßten Probleme, theoretische Gesichtspunkte gewinnen ließen, ohne damals irgendwelche klare Vorstellung darüber schon zu haben. Besonders bei Versuchen über Geschlechtsdifferenzierung sollte die Schaudinn'sche Sexualitätshypothese, der ich zunächst noch zweifelnd gegenüberstand, womöglich experimentell geprüft werden.

Aber auch anderen wichtigen Fragen des Formwechsels, so der der Differenzierung somatischer Elemente, sowie weiteren entwicklungsphysiologischen Fragen im engeren Sinne, die bis dahin bei Protisten überhaupt noch nicht in Angriff genommen worden waren, sollte, soweit sich Anhaltspunkte zu experimenteller Bearbeitung boten, weiter nachgegangen werden. Und schließlich sollte auch der Komplex der Vererbungsfragen, der bei Protisten ebenfalls noch nicht systematisch bearbeitet, aber wie zu erwarten, einer experimentellen Bearbeitung wohl zugänglich war, nicht außer Betracht gelassen werden. Es waren womöglich Bastardierungen an Protisten, sowie das, was man jetzt als Modifikations- und Mutationsversuche bezeichnet, geplant.

Für die Wahl der Objekte schienen zwei Forderungen geboten, einmal eine leichte Züchtbarkeit und einfach überblick- und kontrollierbare Außenbedingungen, wie sie Formen mit pflanzlichem Stoffwechsel aufweisen, und dann das Vorkommen sowohl von geschlechtlicher Vermehrung, wie von Fortpflanzung durch einfache Zweiteilung einzelliger Individuen, da nur hier das Grundproblem der Fortpflanzungsphysiologie, das Verhältnis von Wachstum zur Zellteilung (das Klebs ganz außer Betracht gelassen hatte), angepackt werden kann. Meine Wahl fiel auf die Gruppe der Volvo-

Programm der Untersuchungen.

Mit der vorliegenden Arbeit soll eine Reihe von Veröffentlichungen über Phytomonadinen beginnen, die sich auf die Morphologie und Physiologie des Formwechsels im weitesten Sinne, also der ontogenetischen Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung beziehen. Diese Untersuchungen gehen bereits auf das Jahr 1902 zurück; sie wurden damals begonnen, angeregt einmal durch den von R. Hertwig aufgerollten Komplex von Problemen, die er mit seiner Kernplasmarelation in Zusammenhang gebracht hat, andererseits von den zoologischerseits damals und noch heute viel zu wenig gewürdigten, bahnbrechenden Untersuchungen von Klebs über die Physiologie der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen.

R. Hertwig hatte bekanntlich in seiner Kernplasmatheorie zum erstenmal den Versuch unternommen, die Physiologie, also die Frage nach den Ursachen der Fortpflanzung, biologisch zu erklären, indem er das quantitative Verhältnis von Kern und Protoplasma dafür verantwortlich machte. Dieses von ihm aufgestellte cytologische Prinzip dehnte er dann auch noch auf die zur Erklärung von Geschlechtsdifferenzierung und Befruchtung aus, wobei es aber unbemerkt mit teleologischen Gedankengängen vermengt wurde. Auch war, besonders durch die Art der experimentellen Behandlung, die von O. Bütschli und A. Weismann angeregte, zuerst von Maupas eingehend experimentell geprüfte Frage der sog. Unsterblichkeit oder dem Altern der Protozoen mit dem Problemkomplex verknüpft worden. Die Hertwig'sche Hypothese hat sich, wie die Zwischenzeit gezeigt hat, äußerst fruchtbar erwiesen und Gelegenheit zu einer Reihe von Experimenten gegeben, die das Geltungsbereich des Prinzips wenigstens für gewisse Fälle ergaben, ohne allerdings die weitgehenden Hoffnungen Hertwig's zu erfüllen.

Die Absichten von Klebs waren bescheidenere. Er suchte einfach bei einer großen Anzahl von Algen und Pilzen in jahrelang durchgeführten, gewissenhaften Versuchen, die physiologischen Bedingungen für die verschiedenen Arten der Fortpflanzung, der geschlechtlichen wie der mancherlei ungeschlechtlichen, festzustellen. Sie haben zu dem bemerkenswerten Resultat geführt, daß in einigen Fällen, in denen der Experimentator diese Bedingungen völlig ausfindig machen konnte, es ganz von den Außenbedingungen abhängt, welche Art der Fortpflanzung der Organismus zur Ausführung bringt. Auf eine tiefere, kausale Erklärung, die natürlich wie die R. Hert-

WIG'sche wohl vor allem an cytologische innere Verhältnisse anknüpfen müßte, hatte KLEBS verzichtet.

Ich hatte mir nun die Aufgabe vorgenommen, gewissermaßen die HERTWIG'sche und die KLEB'sche Fragestellung und Forschungsrichtung zu verbinden und mich dabei ähnlich gut züchtbarer Objekte mit durchsichtigerem, pflanzlichem Stoffwechsel zu bedienen wie KLEBS. Zugleich sollte dabei geprüft und versucht werden, ob nicht noch andere aus der Cytologie entspringende Gesichtspunkte zur theoretischen Begründung herangezogen werden konnten, als sie in dem R. HERTWIG'schen Prinzip gegeben war, das nicht auf alle, so mannigfachen cytologischen Verhältnisse bei Protisten zu passen schien. Ich dachte dabei vor allem daran, ob sich nicht aus den gerade damals von SCHAUDINN konzipierten Anschauungen über die Konstitution der Protozoenzelle, auch für die experimentelle Behandlung der hier ins Auge gefaßten Probleme, theoretische Gesichtspunkte gewinnen ließen, ohne damals irgendwelche klare Vorstellung darüber schon zu haben. Besonders bei Versuchen über Geschlechtsdifferenzierung sollte die SCHAUDINN'sche Sexualitätshypothese, der ich zunächst noch zweifelnd gegenüberstand, womöglich experimentell geprüft werden.

Aber auch anderen wichtigen Fragen des Formwechsels, so der der Differenzierung somatischer Elemente, sowie weiteren entwicklungsphysiologischen Fragen im engeren Sinne, die bis dahin bei Protisten überhaupt noch nicht in Angriff genommen worden waren, sollte, soweit sich Anhaltspunkte zu experimenteller Bearbeitung boten, weiter nachgegangen werden. Und schließlich sollte auch der Komplex der Vererbungsfragen, der bei Protisten ebenfalls noch nicht systematisch bearbeitet, aber wie zu erwarten, einer experimentellen Bearbeitung wohl zugänglich war, nicht außer Betracht gelassen werden. Es waren womöglich Bastardierungen an Protisten, sowie das, was man jetzt als Modifikations- und Mutationsversuche bezeichnet, geplant.

Für die Wahl der Objekte schienen zwei Forderungen geboten, einmal eine leichte Züchtbarkeit und einfach überblick- und kontrollierbare Außenbedingungen, wie sie Formen mit pflanzlichem Stoffwechsel aufweisen, und dann das Vorkommen sowohl von geschlechtlicher Vermehrung, wie von Fortpflanzung durch einfache Zweiteilung einzelliger Individuen, da nur hier das Grundproblem der Fortpflanzungsphysiologie, das Verhältnis von Wachstum zur Zellteilung (das KLEBS ganz außer Betracht gelassen hatte), angepackt werden kann. Meine Wahl fiel auf die Gruppe der Volvo-

cineen, von denen schon Klebs eine *Chlamydomonas*-Art gezüchtet und untersucht hatte. Diese interessante Gruppe bot neben den eben geforderten Bedingungen noch die Aussicht, eventuell für das Problem der Geschlechtsdifferenzierung wie der Differenzierung somatischer Zellen durch vergleichend experimentelle Studien neue Gesichtspunkte zu liefern. Haben wir doch bekanntlich in dieser kleinen Gruppe bei verhältnismäßig nahe verwandten Gattungen alle Übergänge von isogamer Befruchtung (*Stephanosphaera*) bis zu einer extremen Oogamie (*Eudorina, Volvox*), sowie von einzelligen Formen (*Chlamydomonas*, *Chlorogonium*) über rein koloniale Zellverbände (*Stephanosphaera*, *Pandorina*, *Eudorina*) zu echt vielzelligen Organismen (*Pleodorina, Volvox*). Die Volvocineen boten zudem noch den Vorteil, daß sie gut entwicklungsgeschichtlich untersucht waren. Allerdings war die Cytologie noch gar nicht bekannt; daher mußte, schon in Hinsicht auf das Ziel, auch eine genaue cytologische Untersuchung der Kern- und Zellteilung wie der Befruchtung mit den experimentellen Studien Hand in Hand gehen.

Ich begann meine Untersuchungen im Jahre 1902 und 1903 mit *Chlamydomonas*-Arten, der schönen Form *Stephanosphaera*, von der mir Herr Prof. Lauterborn, der ausgezeichnete Kenner der heimischen Süßwasser-Fauna und -Flora, Fundstellen in unserer gemeinsamen Heimat, der Rheinpfalz, mitgeteilt hatte, sowie an *Volvox*. Alle Zuchtversuche bei letzterem schlugen damals fehl, so daß ich mich auf cytologische Studien bei dieser Form damals beschränken mußte. Bei den gezüchteten *Chlamydomonas*-Arten vermochte ich nach mehrwöchiger Züchtung keine Geschlechtsformen hervorzurufen, so daß die geplanten Kreuzungen unmöglich wurden. *Stephanosphaera* dagegen erfüllte meine Hoffnungen, indem es sich leicht, sogar den ganzen Winter 1903/4, züchten ließ und damals auch sehr prompt auf veränderte Außenbedingungen reagierte, so daß sehr bald in Bestätigung der Ergebnisse von Klebs nach Belieben agame oder geschlechtliche Fortpflanzung erzielt werden konnte. Auch über das Verhältnis von Wachstum und Teilung, sowie über Fragen der Entwicklung konnten neue experimentelle Befunde erhoben werden. Leider erfuhren diese Studien durch die Fertigstellung anderer Arbeiten eine Unterbrechung und mußten später aus äußeren Gründen zu meinem größten Bedauern ganz liegen bleiben. Von einer Veröffentlichung hatte ich damals abgesehen, da ich den Wunsch hatte, einige Versuche noch eingehender nachzuprüfen und so kam es, daß nur einige kurze Bemerkungen über die Ergebnisse in meinem Fortpflanzungsartikel (1904), in dem Vortrag „Tod und Fortpflanzung“

(1906) und neuerdings in meinem Referat auf der Zoologen-Versammlung in Freiburg (1914) mitgeteilt wurden.

Nach meiner Berufung an das Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Dahlem (Sommer 1914) griff ich sofort die früheren Bestrebungen auf. Obwohl in den dazwischenliegenden 10 Jahren eine ganze Reihe von Arbeiten über die hier angeschnittenen Probleme erschienen und interessante und wichtige neue Ergebnisse erzielt sind — ich erinnere nur an die Arbeiten der Hertwig'schen Schule, sowie die von Woodruff, Jennings, Woodruff u. Erdmann, Jollos — hat keines dieser Probleme noch seine klare, endgültige Lösung gefunden, ist doch auch durch die neuesten Arbeiten von Woodruff u. Erdmann und Jollos selbst die einfache Frage, ob die geschlechtliche Fortpflanzung ohne irgendwelche Schädigung oder Ersatz durch einen andersartigen Regulationsvorgang ausgeschaltet werden kann, nicht gelöst.[1]) Die lange aufgezwungene Pause an diesen Arbeiten hat aber auch ihr Gutes gehabt, denn einmal war inzwischen durch die regen cytologischen Protistenstudien eine Klärung der Anschauungen über die Cytologie der Protistenkerne möglich geworden. Sie hatten zu dem Ergebnis geführt, daß in jeder Protistenzelle resp. -Kern zwei Komponenten vorhanden sind: eine lokomotorische und eine generative. Dann hatten diese Anschauungen im Zusammenhang mit Ergebnissen der wichtigen Infusorien-Versuche von Jollos zu einer klaren, theoretischen Vorstellung über das Grundproblem der Fortpflanzungsphysiologie (das Verhältnis von Wachstum und Teilung) geführt. Dieselbe war zwar schon in Arbeiten von mir (1906 S. 23) und Prowazek (1911 S. 87) angedeutet und vor allem von Jollos (1913 S. 226) kurz und klar ausgesprochen, hatte aber bisher in der Literatur noch keine weitere Beachtung gefunden und in ihrer Bedeutung für das Fortpflanzungsproblem nur in dem Artikel „Allgemeine Biologie der Protisten" in „Kultur der Gegenwart" und in unserem Lehrbuch (Hartmann u. Schilling, 1917, S. 61) eine knappe Darstellung erfahren. Sie besagt kurz, daß in jeder Zelle zwei mehr oder minder unabhängige Faktoren (Jollos) vorhanden sind, ein Teilungsfaktor und ein Wachstumsfaktor, auf deren korrelativer Verknüpfung das Verhältnis von Zellwachstum und Zellteilung beruhe. Damit schien mir ein allgemeineres Prinzip als das Hertwig'sche gefunden, das

[1]) Sie ist, wie wir später sehen werden, an Infusorien, an denen sie bisher fast ausschließlich untersucht wurde, überhaupt nicht rein zu lösen, da sie hier mit dem Problem der Somadifferenzierung untrennbar verquickt ist.

die Hertwig'sche Kernplasmarelation als Unterfall mit einschließt, ein Prinzip, das zugleich eine Reihe neuer Fragestellungen und deren experimentelle Prüfungsmöglichkeit ergab. Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Befruchtung und die geschlechtliche Differenzierung im Anschluß an die Bütschli-Schaudinn'sche Sexualitätshypothese, die, wie zu zeigen sein wird, Gesichtspunkte zu neuen, bisher noch nicht ausgeführten Versuchen über relative Sexualität liefert, fehlten aber bis heute noch ganz, und ebenso war über rein entwicklungsphysiologische Versuche, die sich hier bei Protisten vielfach mit Modifikationsversuchen berühren, nur gelegentlich in anderem Zusammenhang Weniges bekannt, aber Nichts systematisch bearbeitet worden. Vererbungsversuche schließlich erschienen nach den inzwischen bekannt gewordenen großen Entdeckungen Johannsen's und den Arbeiten von Jennings, den wichtigen Modifikations- und Mutationsversuchen speziell von Jollos und den interessanten Bastardierungsexperimenten von Pascher an Chlamydomonaden und Burgeff an *Phycomyces* eher noch aussichtsreicher als vordem. So kommt den oben gekennzeichneten Versuchen an der Gruppe der Volvocineen heute noch die gleiche Wichtigkeit zu wie vor 10—15 Jahren. Da auch die Cytologie der Gruppe in dieser Zeit trotz einiger Arbeiten noch keineswegs geklärt ist, so mußten auch die geplanten cytologischen Untersuchungen noch in das Programm einbezogen bleiben.

Ich nahm diesmal gleich an einer größeren Reihe von Formen die Probleme in Angriff und suchte zu dem Zwecke vor allem alle erreichbaren Formen zu züchten. Ich habe bisher außer einer Anzahl *Chlamydomonas*-Arten, deren Bearbeitung Herr Radt übernommen hat, *Chlorogonium elongatum*, *Gonium sociale*, *Stephanosphaera pluvialis*, *Pandorina morum*, *Eudorina elegans* und *Volvox aureus* gezüchtet. Die Kultur einiger dieser Arten, vor allem die von *Eudorina* und *Volvox* bot allerdings erhebliche Schwierigkeiten und ist von *Volvox* noch nicht ganz gelungen. [1])

Ausführliche Versuche wurden bisher fast nur an *Chlorogonium*, *Stephanosphaera*, *Gonium* und *Eudorina* angestellt. Dieselben zeigten, daß die Bedingungen für die geschlechtliche Fortpflanzung bedeutend komplizierter sind, als es nach den Angaben von Klebs und nach meinen früheren Erfahrungen erschien. Während manchmal die geschlechtliche Fortpflanzung mit der Promptheit eines physikalischen

[1]) Genauere Angaben über die Züchtungsmethoden werden bei den einzelnen Mitteilungen erfolgen.

Experimentes durch bestimmte Außenbedingungen jederzeit ausgelöst werden kann, können andererseits dieselben Organismen in einen Zustand gelangen (gerade bei längerer Kultur unter den für sie sonst optimalen Bedingungen), aus dem sie bisher durch kein Mittel zur Sexualität zu veranlassen waren. Über die Fragen der Befruchtung und Sexualität sind daher noch weitere, eingehendere Untersuchungen nötig. Dagegen ließen sich einige andere Fragen, wie die nach der völligen Unterdrückbarkeit der Befruchtung, die bekanntlich vielfach mit dem Problem des Alterns und des natürlichen Todes zusammengeworfen wird, einer gewissen Klärung entgegenführen; und auch Versuche über Modifikationen und entwicklungsphysiologische Fragen führten zu bemerkenswerten Ergebnissen. Soweit diese Versuche, sowie die daneben an dem reichen Material ausgeführten und noch auszuführenden cytologischen Untersuchungen nun zu einem gewissen Abschluß gekommen sind oder kommen werden, sollen sie in einer Reihe gesonderter Einzelartikel unter obigem Gesamttitel zur Veröffentlichung gelangen. Die hier folgende erste Mitteilung bringt zunächst eine rein cytologische Untersuchung, die zweite [1]) und dritte, deren Veröffentlichnng in Vorbereitung ist, werden sich dann auf zwei physiologische, experimentell zu lösende Fragen beziehen.

I. Mitteilung.

Über die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum* Dangeard.

Einleitung.

Die erste Mitteilung enthält die ausführliche Schilderung der Kern- und Zellteilung bei der agamen Vermehrung von *Chlorogonium elegantum* Dangeard, von der ich bereits über die wichtigsten Stadien der Kernteilung vorläufig berichtet hatte (1916). Es war ursprünglich meine Absicht mit der ausführlichen Veröffentlichung zu warten, bis ich auch über die Verhältnisse bei der Gametenbildung, Befruchtung und Keimung der Zygote (Reduktion) eingehendere Mitteilungen machen könnte. Da aber die sexuelle Fortpflanzung in meinen Kulturen innerhalb zweier Jahre noch nicht

---

[1]) Die zweite Mitteilung ist inzwischen in den Sitz.-Ber. der Akad. d. Wiss. in Berlin erschienen (Hartmann 1917).



aufgetreten ist und alle Versuche, dieselbe experimentell auszulösen, bisher fehlgeschlagen sind, so dürfte es zweckmäßiger sein, die jetzt bereits vorliegenden, schon längere Zeit abgeschlossenen Ergebnisse zu veröffentlichen, da sie geeignet scheinen, gewisse strittige Fragen in der Cytologie der Phytomonadinen zur Entscheidung zu bringen. Es handelt sich vor allen Dingen um die Frage nach dem Vorhandensein von Centren bei der Kernteilung und nach den Beziehungen des Binnenkörpers zu den Chromosomen.

Schon Dangeard (1899), der erste Forscher, der die Cytologie der Phytomonadinen genauer untersucht hat, hatte gelegentlich Centren beobachtet, aber dieser sporadischen Beobachtung wegen nicht gewagt, sich positiv über ihre Natur zu äußern. Ich selbst habe dann 1902 bei der Gattung *Volvox* deutlich Centren gefunden und diese Beobachtung gelegentlich erwähnt (1904). Die meisten späteren Untersucher dagegen, so Merton (1908) bei *Pleodorina illionensis*, Reichenow (1908) bei *Hämatococcus pluvialis*, Doflein (1915) bei *Polytomella agilis*, Jameson (1914) bei *Parapolytoma satura*, haben das Vorhandensein von Centren nicht bestätigt und sich sogar teilweise sehr energisch dagegen ausgesprochen. Auf der anderen Seite hat Aragão (1909) ebenfalls für *Polytomella agilis* sehr deutlich Centren und Centrodesmen abgebildet und beschrieben, desgleichen Chatton (1911) für *Pleodorina californica*, und ganz neuerdings hat G. Entz jun. (1913 und 1918) bei *Polytoma uvella* in sehr genauer und überzeugender Weise das Vorhandensein von Centren und ihr Verhalten bei der Kernteilung aufgezeigt. Die vorliegende Arbeit wird einen weiteren unzweideutigen Fall von Centren erbringen, der deshalb von Interesse ist, weil hier die Entstehung der Spindel genauer beobachtet werden konnte, wobei sich dieselbe in anderer Weise bildet als bei *Polytoma*.

In der zweiten Frage, der bezüglich der Beziehungen des Binnenkörpers zu den Chromosomen, werden ebenfalls ganz verschiedene Beobachtungen und Auffassungen in der Literatur vertreten, während die einen Untersucher, wie z. B. Aragão und Jameson, die Chromosomen teilweise direkt aus dem Binnenkörper hervorgehen lassen, leugnen andere (Reichenow, Doflein) jegliche Beziehungen unter diesen beiden Kernbestandteilen, ja Doflein bestreitet überhaupt eine Entstehung der Chromosomen, resp. der generativen Kernkomponente aus dem Caryosom bei Protozoen. Die vorliegende Arbeit wird zeigen, daß für die Prophasen die letzte Gruppe von Autoren zwar recht hat, daß es aber auch Binnenkörper bei den Phytomonadinen gibt, die direkt durch Zusammenballung von Chromosomen entstehen, so daß beide Anschauungen bis zu einem gewissen Grade zurecht bestehen.

Material und Untersuchungsmethoden.

a) Systematisches. Die von mir untersuchte Form ist *Chlorogonium elongatum* DANG. Die älteren Autoren hatten nur eine *Chlorogonium*-Art, *Chlorogonium euchlorum* EHRBG. angenommen. STEIN (1876) hatte allerdings schon eine breite, plumpere Form mit vielen Pyrenoiden, und eine schlankere mit nur zwei Pyrenoiden abgebildet, aber beide noch als *Chlorogonium euchlorum* bezeichnet. Erst DANGEARD (1888) hatte zwei Arten unterschieden; für die breitere mit vielen Pyrenoiden behielt er den alten Namen bei, für die schlankere errichtete er sogar eine besondere Gattung *Cercidium* und nannte sie *Cercidium elongatum*. FRANCÉ (1897) erkannte zwar die Berechtigung einer artlichen Verschiedenheit der beiden Formen an, lehnte aber die Aufstellung einer besonderen Gattung für die schlanke Form ab und nannte sie *Chlorogonium elongatum*. Im Lehrbuch von DOFLEIN ist in allen Auflagen die schlankere Form mit zwei Pyrenoiden nach den Originalen von STEIN abgebildet, aber noch als *Chlorogonium euchlorum* bezeichnet. Die neueren Arbeiten sind dort nicht berücksichtigt. Meine eigenen Untersuchungen haben experimentell durch eingehende Züchtungsversuche bestätigt, daß hier tatsächlich zwei getrennte Arten vorliegen, doch halte ich mit FRANCÉ das Aufstellen einer besonderen Gattung für die schlanke Form für überflüssig.

Im Sommer 1915 hatte ich zunächst aus einem Tümpel eine Rohkultur *Chlorogonium euchlorum* EHRBG. erhalten, die neben Chlamydomonaden auch einzelne *Chlorogorium elongatum* DANG. enthielt. Es wurden damals einige Versuche angestellt, die Form anzureichern und eventuell rein zu erhalten, bald aber wieder aufgegeben, da sie nicht gleich zum Ziele führten und ich mit anderen Versuchen zuviel beschäftigt war. Dabei hatte ich den Eindruck gewonnen, daß unter geänderten Außenbedingungen die schlankere Form überhand nähme. Auf Grund meiner experimentellen Erfahrungen an *Gonium*, bei denen sich herausgestellt hatte, daß die beiden Arten, *Gonium pectorale* EHRBG. und *G. sociale* COHN identisch, nur milieubedingte Modifikationen einer Art sind,[1]) war ich daher zunächst geneigt anzunehmen, daß auch hier bei *Chlorogonium* die Verhältnisse so lägen und es sich nur um eine Art handle. Im Sommer 1916 habe ich aus einem Wasserbecken der Entenzuchtanlage des Instituts wieder eine

[1]) In der dritten Mitteilung dieser Untersuchungen werde ich eingehend über diese experimentellen Modifikationen und andere entwicklungsphysiologische Versuche bei *Gonium* berichten.



Chlorogonium-Kultur erhalten, diesmal nur von der schlanken Form, die auch bald rein gezüchtet werden konnte. Jetzt ließ sich auch die Artfrage endgültig experimentell entscheiden und dabei stellte sich heraus, daß meine Vermutung von 1915 nicht zutraf und die Form *elongatum* sich durch kein Mittel in die typische Form *euchlorum* überführen ließ. Die Verhältnisse sind also ganz andere als bei der Gattung *Gonium*. Man kann zwar gelegentlich als Abnormitäten besonders auf Agar-Kulturen plumpere, *euchlorum*-ähnliche Formen mit drei und mehr Pyrenoiden zu Gesicht bekommen, doch lassen sich nicht, wie z. B. bei *Gonium*, alle Individuen vom Phänotypus des *Gonium pectorale* in den des *Gonium sociale* und umgekehrt überführen. Es handelt sich also bei *Chlorogonium* sicher um zwei scharf verschiedene Arten. Dadurch, daß diese Versuche in Einzellkulturen, also in reinen Linien ausgeführt wurden, ist dieser Schluß völlig gesichert.

b) Kultur. Die Chlorogonien gehören zu den leicht zu kultivierenden Phytomonadinen. Eine Kultur von *Chlorogonium euchlorum* EHRBG. hat JACOBSEN (1910) erzielt und zwar sowohl in mineralischer Nährlösung als auch vor allem in der von BEYERINCK angegebenen Gelatine-Pankreaslösung. Mit dieser Methode habe ich bei meinen provisorischen Versuchen im Sommer 1915 zwar eine Anreicherung, aber keine Kultur von *Chlorogonium euchlorum* erhalten. Im Sommer 1916 habe ich dann *Chlorogonium elongatum* zusammen mit einer *Chlamydomonas*-Art in KNOP-Lösung gezüchtet, wobei die Flagellaten gut gediehen. Durch Aussaat auf KNOP-Agar (1 Proz. Agar in 0,1 Proz. KNOP-Lösung) gelang es, die beiden Flagellaten zu trennen und dann isoliert weiter zu züchten. Auf dieselbe Weise wurden auch einzelne Individuen isoliert und dann entweder in flüssiger KNOP-Lösung oder auf KNOP-Agar weiter kultiviert. Alle Kulturen wurden am hellen Nordfenster gehalten. Später, im Sommer 1917, hat Herr Sanitätsrat Dr. ÖHLER die *Chlorogonium*- wie *Gonium*-Kulturen auch bakterienfrei gezüchtet. Für rein cytologische Untersuchungen sind aber solche bakterienfreie Kulturen gar nicht nötig, da auch in bakterienhaltigen flüssigen wie Agar-Kulturen das Bakterienwachstum stets nur ein geringes ist.

c) Cytologische Technik. Zur Herstellung cytologischer Präparate wurden vorwiegend Agar-Kulturen auf Petrischalen verwendet. Von diesen lassen sich, wie bei den bekannten Amöben-Kulturen, in der einfachsten Weise Deckglas-Klatschpräparate herstellen. Nur für die Frage der Geißelbildung wurde auch Material aus flüssigen KNOP-Lösungen nach Zentrifugieren fixiert. Von dem

zentrifugierten und in Alkohol überführten Material wurden dann Ausstriche auf mit Eiweißglycerin bestrichenen Deckgläsern hergestellt. Dadurch daß das Eiweißglycerin bei Überführung in Alkohol sofort koaguliert, bleibt eine große Anzahl Flagellaten haften, und man kann auch derartige Präparate einfach wie Klatschpräparate oder aufgeklebte Schnitte weiter behandeln. Wenn man einen dünnflüssigeren Agar benutzt (etwa 0,5 Proz.) kann man auch von der Methode des Zentrifugierens Abstand nehmen, da sich auf solchen Agarplatten auch meist die Geißeln ausbilden.

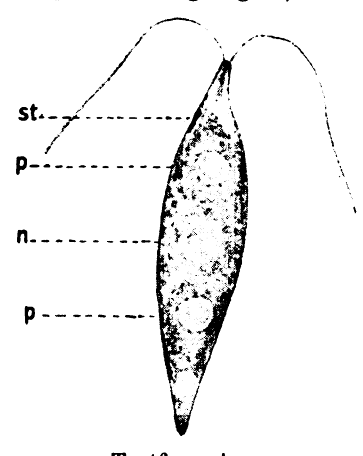
Fixiert wurde entweder in Sublimat-Alkohol nach Schaudinn oder mit Flemming'scher Flüssigkeit. Als beste Färbungen erwiesen sich Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (mit oder ohne Nachfärbung) und die, auch hier ganz prachtvolle Bilder ergebende, von Jollos (1917) empfohlene Safranin-Lichtgrün-Färbung. Mit beiden Methoden ließen sich die Centren und die Chromosomen darstellen. Doch darf man bei Eisenhämatoxylin nicht so weit differenzieren, daß der Chromatophor, speziell die Stromastärke völlig ungefärbt erscheint, da sonst auch die Centren entfärbt werden. Für manche Zwecke wurde auch die Mitochondrienfärbung von Benda und die feuchte Giemsa-Färbung angewandt, doch gaben dieselben keine so günstigen Bilder wie die beiden vorgenannten Methoden.

Bemerkungen über den Bau der Zelle.

Der Bau von *Chlorogonium elongatum* ist von Dangeard (1899) so eingehend und richtig geschildert worden, daß ich mich hier kurz fassen und auf einige Bemerkungen beschränken kann. Die Gestalt ist spindelförmig, das vordere (Geißel-)Ende etwas abgestutzt. Die Länge beträgt 20—30 μ, die Breite 4—6 μ. Am Vorderende befindet sich seitwärts ein stäbchenförmiges, rotes Stigma, das niemals, wie es Francé abbildet, über die Körperkontur, resp. die Membran hervorragt.

Große Unklarheit herrschte lange Zeit über das Vorhandensein bestimmter Chromatophoren, indem die früheren Autoren darüber keine bestimmten Angaben machen konnten und sich nur mit der Feststellung begnügten, daß das Protoplasma durch Chlorophyll grüngefärbt sei. Erst Francé hatte 1897, besonders für die Gameten und Agameten (Zoosporen) einen distinkten Chromatophoren nachgewiesen, wobei er allerdings eine recht phantastische Darstellung gegeben hatte, indem er sie etwa nach Art der *Spirogyra*-Chromatophoren für spiral-bandförmig hielt. Seine Darstellung hat schon

Dangeard (1899) zurückgewiesen und richtiggestellt. Völlig übereinstimmend mit den Angaben von Dangeard (1899) kann ich bestätigen, daß man in der Tat einen mehr oder minder deutlich begrenzten Chromatophoren beobachten kann und daß derselbe hantelförmig resp. schüsselförmig ist. Diese Hantel oder Schüssel ist derart in die spindelförmige Zelle eingelagert, daß die beiden Zellenden, sowie die Zellmitte, die den bläschenförmigen Kern enthält, chlorophyllfrei ist. Außerdem ist offenbar auch noch an den verdickten Teilen der Chromatophor von einer feinen Protoplasmaschicht umgeben (Textfig. A). Vor und hinter dem Kern, in dem verbreiterten Teile des Chromatophoren liegt je ein Pyrenoid. Daß die Angabe Francé's, wonach die Pyrenoide außerhalb des Chromatophoren liegen, falsch ist, hat ebenfalls schon Dangeard gezeigt. Im Leben wie im gefärbten Präparat können die Pyrenoide leicht mit Kernen verwechselt werden. Sie bestehen aus einer binnenkörperartigen Kugel von dichterer Substanz, die von einer schmalen, hellen Zone umgeben ist (Textfigur A, Fig. 1, 20, 39, 46). Bei Eisenhämatoxylin färbt sich der kugelige Körper, wie der Kernnucleoelus, tief schwarz, bei Safranin-Lichtgrün-Färbungen aber im Gegensatz zu dem tief dunkelrot gefärbten Binnenkörper blaß rosa.



Textfigur A.
Vegetative Form von *Chlorogonium elongatum* Dangeard nach dem Leben mit deutlich sichtbarem hantelförmigem Chromatophor. n Kern, p Pyrenoid, st Stigma. Ap. 2 mm Comp. Oc. 12. Vergr. ca. 1950.

In dem vorderen Plasmateil der Zelle beobachtet man einen axialen dichteren Plasmastrang, der von dem Chromatophorenende sich zur Geißelbasis hinzieht, den auch frühere Beobachter (Stein, Francé, Dangeard) beschrieben haben (Textfigur A, Fig. 1, 2). Er dient offenbar der festeren Verankerung der Geißeln, wie besonders sein Verhalten bei der Zellteilung (s. unten) zeigt. Auf die phantastischen Vorstellungen über die Bedeutung dieses Stranges, die Künstler und Francé ausgesprochen haben, näher einzugehen, erübrigt sich, da sie schon von Bütschli und Dangeard eine eingehende Kritik und Zurückweisung erfahren haben.

Der eben geschilderte Bau der Zelle, speziell des Chromato-

phoren, findet sich jedoch nicht konstant. Das kommt daher, daß das Aussehen und die Struktur des Chromatophoren unter verschiedenen äußeren Bedingungen ganz erhebliche Veränderungen erfahren, die so weit gehen können, daß kein bestimmter Chromatophor mehr nachzuweisen ist. Dadurch scheinen mir manche Beobachtungen der älteren Autoren ihre Erklärung zu finden; doch will ich auf diese Verhältnisse hier nicht weiter eingehen, da sie in der dritten Mitteilung anläßlich der entwicklungsphysiologischen Versuche bei der Gattung *Gonium*, bei der diese Verhältnisse genauer experimentell studiert wurden, mitbehandelt werden sollen.

Die Geißeln, die knapp halbkörperlang sind, entspringen am Ende des vorhin erwähnten axialen Stranges von deutlichen Basalkörnchen (Fig. 1), die ebenfalls schon DANGEARD beobachtet hat. Die Geißeln selbst sind bis zu Ende gleichmäßig dick, nicht zugespitzt.

Die Zellteilung bei der agamen Vermehrung.

Über die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung von *Chlorogonium euchlorum* liegt von DANGEARD (1899) eine eingehende Schilderung in der Literatur vor, dagegen sind von *Chlorogonium elongatum* bisher nur die Endstadien der agamen Vermehrung in dem Flagellatenwerk von STEIN (1878) abgebildet und DANGEARD macht über diese Art nur einige ganz kurze Bemerkungen. DOFLEIN bildet in seinem Lehrbuch in allen Auflagen diese Endstadien der agamen Vermehrung nach STEIN ab, bezeichnet sie aber irrtümlicherweise als Bildung weiblicher (Macro-)Gameten, während STEIN seine sog. Macrogonidienbildung richtig als agame Vermehrung erkannt und beschrieben hatte. Wir haben nur die agame Vermehrung untersucht und wir werden sehen, daß sich die Zellteilung zwar bei beiden Arten ziemlich gleich vollzieht, daß aber das Verhalten einzelner Zellelemente speziell der Pyrenoide bei beiden verschieden ist.

Die ersten Vorbereitungen zur Teilung beginnen mit Veränderungen an den Pyrenoiden und am Kern. Der innere kugelige Körper der Pyrenoide differenziert sich in einzelne dunkelgefärbte Körner oder Tropfen, die allmählich aufgelöst werden. Die Folge davon ist, daß schließlich das Pyrenoid bis auf die letzte Spur verschwindet (s. Fig. 40—43). Gleichzeitig beginnt der Kern in das Stadium der Prophase einzutreten, das jedoch erst im nächsten Kapitel zusammen mit der Kernteilung geschildert werden soll. Nun zieht sich das Protoplasma der Zelle am Vorder- und Hinterende

von der Zellmembran zurück, doch bleibt in der Regel der axiale Strang, der mit den Geißeln in Zusammenhang steht, erhalten, so daß die Geißeln während des ganzen Teilungsvorganges ruhig weiter fungieren können, wie auch schon STEIN beobachtet hatte. Es ist das offenbar durch das Erhaltenbleiben dieses axialen Plasmastranges ermöglicht. Bei den hier auf den Tafeln 1 u. 2 wiedergegebenen Teilungsbildern fehlt allerdings fast durchgängig der Plasmastrang und die Geißeln. Es kommt das daher, daß das Material zu diesen Abbildungen ausschließlich von Agarkulturen stammt, bei denen selbst bei vegetativen Individuen die Geißeln vielfach fehlen. Bei Material aus flüssigen Kulturen ist jedoch der Achsenstrang erhalten, so wie hier in Fig. 2. Eine Differenzierung des Chromatophoren von dem übrigen Protoplasma ist auf den Teilungsstadien nicht zu beobachten, offenbar wegen der Zusammenziehung des ganzen Zellkörpers. Nur die zentrale Plasmapartie mit dem Kern erscheint auch hier noch farblos (Fig. 56).

Der Kern tritt nun in Mitose, wobei die Kernteilungsachse in der Richtung der Zellachse verläuft, resp. nur leicht schief zu ihr gestellt ist. Während der Telophasen der Kernteilung vollzieht sich die Teilung der Zelle und zwar quer zur Längsachse. Dabei rücken die beiden Tochterkerne dicht aneinander heran. Von einer Seite aus und zwar der, der die Kerne genähert sind, bildet sich nun eine neue Zellmembran zwischen den beiden Tochterkernen (s. Fig. 68—73).

DANGEARD hat auf den Vierteilungsstadien von *Chlorogonium euchlorum* offenbar dieselben Bilder beobachtet; da er jedoch die Telophasen der Kernteilung nicht eingehend studiert hatte, kam er zu der irrigen Ansicht, daß es sich hier um direkte, amitotische Kernteilungsbilder handle. Davon kann jedoch, wie wir vor allem aus der späteren eingehenden Schilderung der Kernteilung sehen werden, gar keine Rede sein. Seine Abbildungen der sog. Amitosen (DANGEARD Fig. 5 A—E) sind einfach die Zwischenstadien zwischen seinen normalen Teilungsbildern (zwischen seiner Fig. 4 F und Fig. 4 G resp. Fig. 5 F, H).

Nach der ersten Zellteilung wachsen die beiden Tochterzellen aneinander vorbei etwas in die Länge (Fig. 4—7). Währenddessen nehmen die in die Mitte gerückten Tochterkerne zunächst die Struktur der Ruhekerne an und treten dann in die Prophase, und es folgt nun sofort in beiden Zellen gleichzeitig wieder eine Mitose. Die Achsen dieser Mitosen verlaufen wieder ungefähr in der Richtung der Längsachse der Tochterzellen, da aber diese durch das teilweise

Aneinandervorbeiwachsen gegenüber der ursprünglichen Längsachse verschoben sind, haben sie in bezug auf die ursprüngliche Zellachse eine schiefe Richtung. Die eigentliche Zelldurchschnürung ist dieselbe, wie sie bei der Zweiteilung oben geschildert wurde; es treten also auch hier wieder die Bilder auf, die DANGEARD zu seiner falschen Meinung bezüglich der scheinbaren Amitosen verführt haben. Auch hier folgt nun wiederum eine Längsstreckung der vier Tochterzellen, indem auch die vier neuen quergeteilten Zellen wieder je paarweise aneinander vorbeiwachsen, so daß sehr charakteristische Bilder entstehen. Ein Blick auf die Tafeln (Fig. 12—20) macht diese Verhältnisse leichter verständlich, als jede eingehendere Beschreibung.

Die Ausbildung von vier Fortpflanzungskörpern (Agameten, Zoosporen) ist die Regel, doch kommt es auch vor, daß entweder nur zwei gebildet werden (Fig. 18), oder noch eine dritte Kernteilung einsetzt (Fig. 15), so daß es zur Bildung von acht Agameten kommt. Dasselbe hat auch DANGEARD für *Chlorogonium euchlorum* beobachtet.

Von besonderem Interesse ist die völlige Ausgestaltung der Tochterzellen und die Wanderung, die der Kern dabei vollzieht. Wir haben oben gesehen, daß sowohl bei der Zwei- wie bei der Vierteilung die Kerne direkt in der Nähe der Zelldurchschnürung liegen. Wenn sich die Zellen nun allmählich in die Länge strecken, kommt der Kern allmählich in die Mitte zu liegen (Fig. 13 u. 16). Nun wandern aber werkwürdigerweise bei der weiteren definitiven Längsstreckung der Zelle, bei der allmählich wieder die charakteristische spindelförmige Gestalt der Chlorogonien zur Ausbildung gelangt, die Kerne ganz an die entgegengesetzten Pole der Zelle. Besonders schön und deutlich ist das in den Fällen von Zweiteilung zu sehen, wie Fig. 18 zeigt. Aber auch bei der Vierteilung finden wir in je zwei Tochterzellen die Kerne an dem einen, in den beiden anderen an dem entgegengesetzten Zellpol (Fig. 17 u. 19).

Diese Wanderung der Kerne nach dem einen, vorderen Ende der jungen Tochterzellen steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Bildung der neuen Basalkörper. Oben wurde erwähnt, daß die alten Geißeln und Basalkörper entweder im Beginn der Teilung eingeschmolzen werden oder aber noch eine Zeitlang erhalten bleiben und weiter funktionieren, wobei sie mit den sich teilenden Zellen nur durch den erwähnten Achsenstrang verbundensind, schließlich nur noch mit einem der Teilsprößlinge. Letztere müssen also ihre Basalkörper und Geißeln auf jeden Fall neu bilden. Das geschieht wohl durch die Wanderung des Kernes zum Geißelpol. Direkt beweisen kann ich diese Annahme zwar nicht. Meine Bemühungen, das Ausstoßen

der Basalkörperchen zu beobachten, hatten bisher keinen Erfolg. Es wäre dies wohl nur möglich im Beginn der Rückwanderung des Kernes nach der Zellmitte. Doch läßt sich feststellen, daß vor der Wanderung der Kerne zum Vorderende bestimmt noch keine Basalkörperchen und Geißeln vorhanden sind, daß sie dagegen auftreten, sowie die Kerne rückwandern resp. rückgewandert sind. Bei dieser Rückwanderung nehmen die Kerne ihre definitive Lage in der Zellmitte ein und während derselben kommt auch die typische Form der Zelle wieder zur Ausbildung. Nachdem Dangeard für *Polytoma* und *Chlamydomonas*-Arten, N. Maier für *Chlamydomonas* und vor allem neuerdings G. Entz für *Polytoma* den Zusammenhang, resp. die Bildung der Basalkörper vom Kern (Centriol) aus festgestellt haben, dürfen wir wohl annehmen, daß auch hier ein derartiger Zusammenhang besteht. Die auffallende Erscheinung, daß hier bei *Chlorogonium* der Kern zu diesem Zwecke ganz an den Geißelpol rückt und keine dauernde Verbindung zwischen Kern und Basalkörperchen erhalten bleibt, dürfte wohl damit zusammenhängen, daß der Kern in der ausgebildeten Zelle weit entfernt vom Geißelpol dauernd in der Mitte liegt. Vielleicht ist der oben erwähnte axiale Plasmastrang der Rest eines Rhizoplasten.

Wenn die hier entwickelte Auffassung von der Bildung von Basalkorn und Geißel zutrifft, so haben wir darin einen weiteren Weg zu erblicken, wie die bekannte, wohlbegründete Auffassung vom Zusammenhang der Teilungskomponente (Centriol) des Kernes und der Basalkörper resp. Geißeln bei den Flagellaten verwirklicht ist. Dieser Weg erweist sich einfach als eine Modifikation des Geißeltypus, den ich (1910, 1914) als zweiten Geißeltypus bezeichnet habe.

Nach der Rückwanderung der Kerne werden auch wiederum die charakteristischen zwei Pyrenoide gebildet. Aus welchem Material die Pyrenoide aufgebaut werden, konnte nicht festgestellt werden. In derselben Weise, wie sie bei Beginn der Teilung aufgelöst werden, scheinen sie auch durch Zusammenschluß verschiedener Körnchen zu entstehen. Mitochondrienfärbungen, die ausgeführt wurden, um zu sehen, ob etwa an dem Aufbau der Pyrenoide Mitochondrien beteiligt seien, führten zu keinen eindeutigen Resultaten.

In reichen Kulturen findet man nicht so selten Abweichungen von dem eben geschilderten Fortpflanzungsverlauf, bei dem Kern- und Zellteilungen stets zusammentreffen. Die einfachste Abweichung ist die, daß den Kernteilungen nicht direkt die Zellteilungen folgen,

sondern die Kerne sich sofort ohne vorhergehende Zellteilung wieder teilen. Die Fig. 47, 58, 59 zeigen solche Bilder, und auch Dangeard hat sie bereits abgebildet. Ferner kommt es vor, daß bei der zweiten resp. dritten Teilung nur der eine Tochterkern sich teilt, der andere (resp. mehrere andere) dagegen ungeteilt bleibt (Fig. 47), so daß Zellen mit ungeraden Zahlen von Kernen auftreten, was ebenfalls bereits Dangeard beobachtet hat.

Solche mehrkernigen Zellen sind nun offenbar befähigt, auch Entwicklungsvorgänge, die sonst normalerweise erst nach der Zellteilung einsetzten, wie die Neubildung der Pyrenoide, zur Ausbildung zu bringen. So findet man in diesen mehrkernigen Zellen sehr häufig schon mehr Pyrenoide wieder ausgebildet (Fig. 45). Eine ganz auffallende Abnormität habe ich in Fig. 44 abgebildet, ein Fall, der mir mehrmals zu Gesicht kam. Hier findet sich in der ungeteilten Zelle zwar ein einziger Kern, der aber stark vergrößert ist und zwei Binnenkörper enthält. Außerdem enthielt die Zelle 4—5 Pyrenoide. Die Deutung dieses Bildes scheint mir die zu sein, daß hier bei den Telophasen der Kernteilung die beiden Tochterkerne in ein einziges Kernbläschen gerieten und auf diese Weise gewissermaßen ein bienergider Kern entstand; die Pyrenoide wären dann entsprechend der Vielwertigkeit der Zelle in doppelter Anzahl neu gebildet worden. Auch Dangeard hat solche vergrößerten Kerne mit zwei Binnenkörpern beobachtet, hat sie aber als Stadien einer Amitose aufgefaßt.

Die Zellteilung von *Chlorogonium* fügt sich also, wie die obige Schilderung ergibt, ganz in den Rahmen der bekannten Teilungsvorgänge bei den übrigen Phytomonadinen ein, vor allem stimmt sie völlig mit der von *Chlorogonium euchlorum* nach der Darstellung von Dangeard überein. Der einzige, allerdings sehr merkwürdige Unterschied gegenüber dieser nahverwandten Art, sowie den sonstigen Phytomonadinen, ist das Verhalten der Pyrenoide bei der Teilung. Bei *Chlorogonium euchlorum* werden die Pyrenoide der Elternzelle auf die Tochterzellen verteilt; sie bleiben also erhalten. Wie allerdings die Vermehrung der Pyrenoide stattfindet ist für *Chlorogonium euchlorum* nicht aufgeklärt. Nach den Erfahrungen an anderen Phytomonadinen wie *Chlamydomonas*, *Pleodorina* usw., darf man wohl annehmen, daß sie wie die Chromatophoren zweigeteilt werden. Bei *Chlorogonium elongatum* dagegen gehen die Pyrenoide regelmäßig vor der Zellteilung zugrunde und werden nach derselben neu gebildet. Die Pyrenoide sind mithin, das beweist dieser eine Fall ohne weiteres, keine

autonomen, nur durch Teilung sich vermehrende Zellorganellen, wenn auch bisher in den meisten Fällen ihre Vermehrung durch Zweiteilung beobachtet werden konnte.

Kernbau und Kernteilung.

Die genaue Schilderung der Kernteilung von *Chlorogonium* war das Hauptziel der vorliegenden Arbeit. In der bisherigen Literatur sind zwar schon für eine ganze Anzahl von Phytomonadinen mitotische Kernteilungen beschrieben, außer der neuesten Arbeit von GETZA ENTZ jun. (1918) über *Polytoma* sind dabei aber nur vereinzelte Stadien beobachtet und abgebildet worden und es ist nicht der Versuch unternommen worden, die einzelnen Elemente des Kernes von den frühesten Prophasen an bis zur völligen Rekonstruktion der Tochterkerne lückenlos zu verfolgen. Vor allem ist dabei die Entstehung der Spindel nicht aufgeklärt worden, während über die Bildung und Herkunft der Chromosomen schon genauere Angaben vorliegen. Auch von *Chlorogonium euchlorum*, das cytologisch durch die Arbeit von DANGEARD (1899) zu den bisher am besten erforschten Phytomonadinen gehört, sind bisher nur einige Prophasen, die Meta- und einige Anaphasen beschrieben, leider aber ziemlich roh abgebildet.

Der bläschenförmige, meist kugelige oder leicht ellipsoide Kern ist durch eine feine Kernmembran gegen das Protoplasma abgegrenzt und enthält im Innern einen verhältnismäßig dichten Binnenkörper. Derselbe ist auch in der lebenden Zelle deutlich zu beobachten und erscheint in der Regel völlig homogen (Textfig. A, S. 12). Bei Eisenhämatoxylin-Färbung (Fig. 39, 48) ist er gleichmäßig tief schwarz, bei Safranin-Lichtgrün-Färbung dunkelviolett-rot gefärbt mit lichterer Innenpartie (Fig. 1, 21). Manchmal, besonders in frühesten Prophasen scheint er bei letzterer Färbungsmethode aus zwei Substanzen zu bestehen, indem dunkelrote Körner oder Tröpfchen in der Peripherie einer hellroten, homogenen Substanz eingebettet liegen (Fig. 1, 22). Im Außenkern, in der Kernsaftzone konnte kein eigentliches Kerngerüst, sondern nur eine Art körnige Schicht von chromatischer Substanz beobachtet werden, die bei Eisenhämatoxylin hellgrau (Fig. 39, 48), bei Safranin-Lichtgrün grün erscheint (Fig. 1, 21), also im Ruhekern keine eigentliche Chromatinfärbung aufweist.

Zu Beginn der Kernteilung vergrößert sich das Kernbläschen und aus dem Chromatinbelag entstehen eine größere Anzahl nun deutlicherer Körner oder Stäbchen, die sich jetzt wesentlich inten-

siver färben. Vor allen Dingen nehmen sie nun bei Safranin-Lichtgrünfärbung eine leuchtend rote Farbe an (Fig. 22, 23). Die Zahl dieser Körner ist zunächst eine schwankende (10—20) und auch ihre Form ist sehr variabel. Öfter gewinnt man den Eindruck, als ob sie zu längeren Fäden, fast nach Art eines Spirems aneinander gereiht seien (Fig. 41, 42). Im weiteren Verlauf wird ihre Zahl geringer, vermutlich durch Verschmelzung, so daß schließlich nur etwa 10, etwas größere Körner, die eigentlichen Chromosomen vorhanden sind (Fig. 54, 24). Schon ehe diese definitiven Chromosomen fertig ausgebildet sind, verschwindet in der Regel der Binnenkörper (Fig. 54), der schon vorher eine körnige Struktur angenommen hat (Fig. 6, 7, 22, 23). Mit diesem Verschwinden des Binnenkörpers fällt in der Regel das Auftreten einer deutlichen Halbspindel zusammen, indem von einem nun an der Kernmembran sichtbar werdenden Korn, dem Centriol, aus (Fig. 53, 54, 24, 25) faserige Differenzierungen zu dem zunächst noch unregelmäßigen Chromosomenhaufen resp. dessen Vorstadien auftreten. Die Entstehung dieser Halbspindel fällt stets mit dem Verschwinden des Binnenkörpers zusammen. Ich habe nie nach Auftreten der Spindel noch etwas von dem Binnenkörper beobachten können. Man könnte daher daran denken, daß das Material des Binnenkörpers zur Spindelbildung verwendet werde, wie das Doflein auch bei *Polytomella* annimmt. Doch konnte ich leider keinen Beweis für diese Auffassung beibringen. Aber selbst wenn diese Auffassung bei unserem Objekt zutreffen würde, könnte ihr keine größere Bedeutung zugemessen werden, da bei der Spindelbildung des Pilzes *Galactinia suscosa* (Ascomycet), die nach den Beobachtungen von Guilliermond (1911) ganz ähnlich verläuft, wie hier bei *Chlorogonium*, der Nucleolus bis zur völligen Ausbildung der Spindel erhalten bleibt (s. Textfigur B, S. 21).

Die eben geschilderte Entstehung und Ausbildung der Chromosomen geschieht also in völliger Unabhängigkeit von dem Binnenkörper; sie gehen ausschließlich aus dem Außenkernmaterial hervor. Eine solche Entstehungsweise hat zuerst Dangeard (1899) für *Chlorogonium euchlorum* beschrieben, später Reichenow (1910) für *Hämatococcus pluvialis* und kürzlich Doflein (1916) für *Polytomella agilis*. Eine Beteiligung von Caryosommaterial an der Chromosomenbildung, wie sie Aragão (1910) für *Polytomella agilis* angenommen, scheint, wie auch Doflein gezeigt hat, bei diesem Objekt durch den frühzeitigen Zerfall des Caryosoms in einzelne Körner vorgetäuscht zu sein. Auch Geza Entz (1918) hat sich

in seiner neuen Arbeit überzeugt, daß die Chromosomen allein aus dem Außenkernmaterial entstehen. Für *Parapolytoma satura* gibt zwar neuerdings JAMESON (1914) die Entstehung der Chromosomen aus Körnern an, die aus dem Zerfall des Caryosoms hervorgegangen sind, doch lassen auch hier seine Zeichnungen die Möglichkeit offen, daß die Chromosomen nur aus dem Außenkernmaterial gebildet werden. Die Entscheidung ist bei diesem Objekt wenigstens nach den Abbildungen JAMESONS deshalb schwer zu fällen, weil das Caryosom schon in den ersten Prophasen sich in einzelne Körner auflöst. Nachdem aber DANGEARD, REICHENOW, DOFLEIN, GEZA ERTZ und ich hier für die verschiedensten Formen der Phytomonadinen die Entstehung der Chromosomen allein aus den Außenkernmaterial mit Sicherheit gezeigt haben, dürfte es wahrscheinlich sein, daß dies auch bei den übrigen Formen zutrifft, bei denen bisher eine Beteiligung des Caryosoms behauptet wird. Immerhin muß man sich gewärtig halten, daß selbst bei nah verwandten Gattungen diese Verhältnisse verschieden sein können — so z. B. bildet unter den Euglenoideen bei der Gattung *Scytomonas* das Caryosom die Chromosomen (SCHÜSSLER 1916) —, so daß es nicht angängig ist ohne weiteres solche Befunde zu verallgemeinern. Doch sprechen hier bei den Phytomonadinen schon die Abbildungen der betreffenden Autoren (ARAGÃO, JAMESON) für diese Umdeutung.

Während über die Entstehung der Chromosomen bei den Phytomonadinen in der früheren Literatur schon eingehendere Mitteilungen vorlagen, finden sich bezüglich der Entstehung der Spindel in dieser Gruppe bisher überhaupt noch keine Angaben. Alle Autoren beschrieben nur die fertige Spindel im Stadium der Metaphase, nur GEZA ENTZ gibt an und belegt es durch Abbildungen, daß zunächst im Außenkern ein Centriol vorhanden sei, daß sich hantelförmig teile und ein Centrodesmose bildet (s. seine Fig. 14, 36, 37). Wie aus diesen geteilten durch Desmose verbundenen Centren die Spindel entsteht, hat auch er bei seinem Objekt nicht näher beobachtet.

Schon oben habe ich angegeben, daß ich im Ruhekern kein Centriol von den übrigen Körnchen unterscheiden konnte; dagegen hat DANGEARD in einem Zwei-Zellstadium in beiden Ruhekernen deutliche Centren an der Kernmembran in einem einzigen Fall beobachtet (seine Fig. 4 D). Erst mit dem Auftreten der schon erwähnten Halbspindel nach Verschwinden des Nucleolus ist an der Kernmembran an dem spitzen Pole dieser Halbspindel ein deutliches Körnchen, eben das Centriol zu beobachten. Dasselbe läßt sich sowohl bei Safranin-Lichtgrün-Färbung (grün) wie Eisenhämatoxylin-Färbung

(schwarz) aufzeigen (Fig. 24, 25, 53, 54). Weiterhin sieht man Bilder mit zwei Centren an diesem Pol der Halbspindel, die also offenbar durch Teilung des einen hervorgegangen sind (Fig. 54). Und nun rückt das eine Tochtercentriol der Kernmembran entlang auf die gegenüberliegende Seite, wobei zwei Kernhalbspindeln entstehen (Fig. 26, 55, 27, 28). Erst wenn der Pol (Centriol) dieser zweiten Halbspindel die dem der ersten diamentral entgegengesetzte Stelle erreicht hat, ist die Ganzspindel fertig und die Chromosomen ordnen sich in deren Äquator zur Äquatorialplatte. Auch auf diesem Stadium kann man noch oft deutlich als zarte Begrenzung die ursprüngliche Kernmembran erkennen (Fig. 28, 29, 56).



Textfigur B. Bildung der Spindel in den Ascuskernen von *Galactinia suscosa*. Imm. Ap. 2 mm Comp.-Oc. 18, nach GUILLIERMOND 1911.

Die eben geschilderte Entstehung der Spindel ist unter den Protozoen verhältnismäßig selten. Speziell bei den Flagellaten ist bisher nur eine Entstehungsweise bekannt geworden, bei der die Tochtercentren auseinander auf die entgegengesetzte Seite rücken und dabei die Zentralspindel direkt zwischen sich ausbilden. Nach den Abbildungen der Centrodesmen von *Polytoma uvella* von GEZA ENTZ möchte man annehmen, daß auch dort die Spindel in dieser letzteren Weise entsteht, doch fehlen die Zwischenstadien, die das beweisen könnten. Noch mehr sprechen die Abbildungen von ARAGÃO von *Polytomella agilis* für eine solche direkte Entstehung der Zentral-

spindel. Die hier gefundene Bildung aus zwei Halbspindeln ist bei tierischen Protozoen meines Wissens nur bei Gregarinen bekannt geworden (Léger, Léger u. Dubosq, Schellack). Vollkommene Übereinstimmung herrscht vor allen Dingen aber in dieser Hinsicht mit der Spindelbildung des Pilzes (Ascomycet) *Galactinia suscosa*, die hier in Textfigur B nach den Abbildungen von Guilliermond (1911) wiedergegeben ist. Der einzige Unterschied in letzterem Fall ist der, daß von der Metaphase an noch eine leichte vom Centriol ausgehende Strahlung im Plasma auftritt.

Das Verhalten der Polkörperchen bei der eben geschilderten Entstehung der Kernspindel läßt wohl keinen Zweifel an dem Vorhandensein und der Natur der Centren. Aber auch in den Meta- und Anaphasen sind sie fast immer bei guter Färbung deutlich zu erkennen (Fig. 30, 32, 56—61). Allerdings darf man bei E.-H.-Färbung nicht zu stark differenzieren. In der Regel darf der Chromatophor nicht ganz entfärbt werden, da sonst auch die Centriole die Farbe abgeben. Manche negative Angabe in der Literatur bei andern Phytoflagellaten mag darauf zurückzuführen sein. Am besten kommen die Centren zur Darstellung, wenn, wie in Fig. 56, die Stromastärke des Chromatophoren noch dunkelgefärbt ist; dann sieht man sie innerhalb der Kernmembran resp. Kerngrenze deutlich und scharf in dem farblosen zentralen Plasma. Diese Lage der Spindel in einer völlig körnchenfreien, klaren Plasmazone läßt auch die beliebten Einwände mancher Centrengegner als hinfällig erscheinen, nach denen die Centriole nur durch zufällig an den Polen liegende Plasmakörnchen vorgetäuscht seien.

Schon oben wurde angegeben, daß die Zahl der Chromosomen 10 beträgt. Diese Zahl konnte gelegentlich schon in den Prophasen festgestellt werden. Meist war jedoch die Zahl der Chromatinkörner in diesen Stadien eine größere. Eine richtige Feststellung der Chromosomenzahl ist erst in der Meta- und Anaphase möglich und zwar nur bei der Beobachtung vom Pol aus, wie schon Dangeard angegeben hat. Hier konnte ich in voller Übereinstimmung mit Dangeard die Zahl 10 feststellen (Fig. 31). Doflein hat bei *Polytomella agilis* die gleiche Zahl in den Prophasen beobachtet. Für einige *Chlamydomonas*-Arten geben Dangeard und Pascher ebenfalls 10 Chromosomen an. Wie ebenfalls schon Dangeard angegeben hat, sind die Chromosomen nicht nur in einem Kreise der Peripherie der Spindel angeordnet, sondern einzelne sieht man auch mehr im Innern der Spindel. Bei seitlicher Ansicht der Spindel ist eine exakte Feststellung nicht oder nur ausnahmsweise

bei leicht schiefer Stellung (Fig. 56) möglich. Von Interesse ist es, daß in den Metaphasen in der Regel je zwei Chromosomen einander genähert resp. ganz miteinander verbunden sind. Derartige Koppelungen hat auch GEZA ENTZ bei *Polytoma uvella* und DOFLEIN bei *Polytomella agilis* beschrieben. Auf solche Koppelung ist vielleicht die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen bei *Polytoma* zurückzuführen, bei der GEZA ENTZ 4, 8 und 16 Chromosomen beobachtet hat. Sie wären dann eventuell in eine Reihe zu stellen mit den Chromosomen-Koppelungen bei den Hymenopteren (ARMBRUSTER, NACHTSHEIM). Da wir aber vorläufig über die Bedeutung dieser verschiedenen, mehrfachen Chromosomenzahlen nichts sicheres wissen, erscheint es überflüssig in eingehende, theoretische Spekulationen darüber sich einzulassen. Nur so viel läßt sich (wie für die Hymenopteren) auch für diese Protisten mit Bestimmtheit sagen, daß diese verschiedenen Chromosomenzahlen nichts mit der Reduktion zu tun haben.[1]) Bei unserm Objekt ergibt sich zudem aus dem weiteren Verlauf der Kernteilung, daß es sich eigentlich überhaupt nicht hier um verschiedene Chromosomenzahlen, sondern eben nur um eine zeitweise paarweise Koppelung je zweier Chromosomen in den Pro- resp. Metaphasen handelt, denn diese Chromosomen werden aller Wahrscheinlichkeit nach in der Metaphase längs gespalten und die Teilhälften rücken dann in den Anaphasen nach den Polen und gelangen in die Tochterkerne. Jedenfalls ließen sich auch in den Ana- und Telophasen stets die 10 Chromosomen nachweisen. Diese Feststellung ist deshalb von Bedeutung, weil nach der Darstellung von DOFLEIN bei *Polytomella agilis* die 10 Chromosomen zwar auch zu je 5 Doppel-

---

[1]) Ich ergreife die Gelegenheit, um schon jetzt eine irrtümliche Angabe zu berichtigen, die ich über die Reifeerscheinungen von *Volvox* früher (1904) gemacht habe und die öfters in der Literatur zitiert wird. Ich hatte nämlich angegeben, daß ich bei den Macrogameten (Eiern) von *Volvox* Reifeerscheinungen beobachtet hätte. Ich hatte damals den vermeintlichen Austritt von chromatischen Substanzen aus dem Kern der Eier entsprechend dem damaligen Stande der Protozoencytologie als Reifeerscheinung gedeutet. Diese Deutung ist natürlich falsch - von Reife oder Reduktion kann ja nur bei einer Zahlenreduktion durch zwei Kernteilungen die Rede sein. Ja es ist mir sogar zweifelhaft, ob überhaupt ein Austritt von chromatischer Substanz (Chromidien) vorlag und nicht einfach eine Täuschung durch metachromatische Körner (Volutin). Es kann heute wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Phytomonadinen haploide Organismen sind, bei denen die Reduktion in der Zygote stattfindet. Das bewiesen schon gerade die Beobachtungen von DANGEARD (1899) über die gleiche Zahl der Chromosomen bei der ungeschlechtlichen wie geschlechtlichen Fortpflanzug von *Chlorogonium euchlorum* (s. auch PASCHER 1916), der ebenfalls für geschlechtliche wie ungeschlechtliche Schwärmer bei *Chlamydomonas* die gleiche Chromosomenzahl (10) angibt.

körnern in der Prophase zusammentreten, die selber in der Metaphase aber etwas ungleichzeitig quer gespalten würden, worauf zwei Tochterplatten mit je 5 Tochterchromosomen entstehen sollten. Es ist mir aus der Schilderung und den Abbildungen nicht klar geworden, ob es sich hier bei den Tochterkernen um 5 Doppel- oder um 5 Einzelchromosomen handelt. Die Abbildungen 5 c und d von Doflein zeigen jedenfalls nur 5 sich teilende, resp. geteilte Chromosomen. Da es sich dabei aber um seitliche Spindelansichten handelt, könnte auch ebensogut die doppelte Anzahl vorliegen, denn bei seitlicher Ansicht kann man, wie auch schon Dangeard hervorgehoben hat, nur 5—6 zählen; die genaue Feststellung ist eben nur bei Polansichten möglich. Vielleicht gibt die ausführliche Mitteilung Doflein's, für die er auch die Erörterung der theoretischen Bedeutung der eigentümlichen Doppelbildung der Chromosomen in Aussicht gestellt hat, genaueren Aufschluß.

Bezüglich der Anaphase ist wenig Bemerkenswertes zu sagen, da sie sich ganz in der üblichen Weise vollzieht. Schon in der Metaphase war vielfach die Kernmembran undeutlich geworden oder sogar ganz verschwunden. In der Anaphase ist nur ausnahmsweise noch die ursprüngliche Grenze der Kernmembran zu erkennen (Fig. 30), in der Regel hat sich, wie die übrigen Figuren zeigen (Fig. 32 u. 57—63) das Kernplasma mit dem Zellplasma gemischt. Nach Teilung der Chromosomen rücken die Tochterplatten gegen die Pole, wobei sich die Spindel ganz beträchtlich in die Länge streckt (Fig. 10, 30, 32, 59—61). Nur ganz selten wurden in den späten Anaphasen einmal kurze, breite Spindeln beobachtet (Fig. 62). Solche Kernteilungen könnten vielleicht in den Telophasen zur unvollständigen Trennung der Tochterkerne und somit zur Bildung zweiwertiger Kerne führen, indem die sich rekonstruierenden Tochterkerne in ein Kernbläschen geraten, wie oben die Figur 45 gedeutet wurde. In den späteren Anaphasen verklumpen vielfach die Chromosomen zu größeren chromatischen Gruppen (Fig. 32, 61, 62). Die Centren sind bis zuletzt, d. h. bis die Chromosomenmasse dicht an den Pol herangerückt ist, zu beobachten (Fig. 61, 62); erst von jetzt ab ist eine Unterscheidung von den Chromatinelementen nicht mehr möglich.

Die Rekonstruktion der Tochterkerne in den Telophasen geht in der Weise vor sich, daß um die Gruppen von Tochterchromosomen sich wieder eine Flüssigkeitszone bildet, die durch eine feine Membran gegen das Protoplasma abgegrenzt wird, so daß zwei Tochterkerne entstehen. Die letzteren sind noch lange durch die

Spindelreste miteinander verbunden (Fig. 32, 35, 63—66). Von besonderem Interesse ist nun das Verhalten der Chromosomen in den späten Telophasen. Vielfach kann man sie noch deutlich als gesonderte Körner beobachten, die aber im weiteren Verlauf immer mehr zu einer einheitlichen Kugel sich zusammenballen (Fig. 33—35, 64, 66). Selten kommt es auch schon einmal in den späten Anaphasen zu einer solchen Verschmelzung der Chromosomen. Durch diese Verschmelzung entstehen vollkommen binnenkörperartige Bildungen und der junge Tochterkern besteht zunächst nur aus einem solchen Binnenkärper, der von einer Kernsaftzone umgeben ist, die gegen das Plasma durch die Kernmembran abgegrenzt ist. Bei Safranin-Lichtgrün-Färbung kann man an diesem Binnenkörper deutlich dunkler gefärbte Körner, die ursprünglichen Chromosomen, in einer hellen Grundsubstanz beobachten (Fig. 35). Wir haben hier somit in jüngsten Tochterkernen typische Caryosomenkerne, bei denen das gesamte Kernmaterial in dem Binnenkörper vereinigt ist. Die Binnenkörper dieser jungen Tochterkerne haben somit eine ganz andere Bedeutung wie die der erwachsenen Formen, resp. der Ruhekerne. Nachträglich zerfallen aber auch diese echten Caryosome in einzelne Körner, die in den Außenkern übertreten, während ein Rest als typischer Nucleolus zurückbleibt. Während dieser Vorgänge wächst auch das Kernbläschen und die Kernmembran wird deutlicher (Fig. 36—38). Bei Safranin-Lichtgrün-Färbung sind die vom Binnenkörper an den Außenkern abgegebenen Chromatinkörner anfangs noch leuchtend rot und grobkörnig (Fig. 36 u. 37), später werden sie feinkörniger und nehmen einen rein grünen Farbton an, wie in den Ruhekernen (Fig. 4 u. 12). Auch bei Eisenhämatoxylin-Präparaten läßt sich diese Zerlegung des primären Caryosoms in einen sekundären Nucleolus und das generative Außenkernmaterial in derselben Weise verfolgen (Fig. 69—73). Nur ganz ausnahmsweise unterblieb die völlige Zusammenballung der Chromosomen zu einem einheitlichen Caryosom in den jungen Tochterkernen und es entwickelte sich direkt aus dem locker verbackenen Chromosomenmaterial einerseits das Außenchromatin, während andererseits zwischen ihnen wieder ein allmählich heranwachsender Nucleolus entstand (Fig. 67, 68).

Die Tochterkerne nehmen schließlich in allen Fällen wieder vollkommen den Charakter der Ruhekerne an, ehe sie zur zweiten Teilung schreiten (Fig. 72 und 74, 75.).

Von den eben beschriebenen Telophasen resp. der Rekonstruktion der Tochterkerne, während der, wie schon oben bei der Zellteilung

geschildert wurde, die Tochterkerne nahe aneinander rücken und zwischen ihnen die Zellteilung vor sich geht (Fig. 36—38, 47—73), hat auch Dangeard einige Bilder beobachtet und abgebildet. (Seine Figur 5 A—E, J.) Ein Vergleich seiner Abbildung mit den unsrigen zeigt, daß es sich hier um dieselben Kernbilder handelt nur mit dem Unterschied, daß sie Dangeard bei den Vierteilungen abbildet. Dangeard hat aber diese Bilder vollkommen falsch gedeutet, indem er sie als Stadien einer Amitose auffaßte, wozu er noch durch die Beobachtungen von anormalen Kernen mit zwei Nucleolen verführt wurde. Der Hauptgrund, weshalb er zu dieser irrigen Auffassung gekommen ist, ist aber wohl der, daß er die Telophasen und die Rekonstruktion der Tochterkerne nicht im Zusammenhang verfolgte, so daß ihm entgangen ist, daß diese Kernstrukturen und das Aneinanderrücken der sich rekonstruierenden Tochterkerne ein Vorgang ist, der normalerweise mit jeder Kernteilung verbunden ist. Ein Blick auf unsere Kernserie Fig. 64—73 zeigt ohne weiteres, daß für eine solche Deutung Dangeard's bei der *Chlorogonium*-Teilung kein Platz ist. Hiermit kann erfreulicherweise wieder einer der Fälle, in denen neben der Mitose echte Amitose in der Literatur angegeben war, als beseitigt gelten. Auch bei *Chlorogonium* gibt es nur mitotische Kernteilungen.

Allgemeine Bemerkungen zur Kernteilung der Phytomonadinen.

Als die beiden wichtigsten Ergebnisse der hier geschilderten Kernteilung von *Chlorogonium elongatum*, kann — neben der zuletzt erwähnten Feststellung, daß sich dieselbe nur durch Mitose vollzieht — der Nachweis von Centren und die Aufklärung des Verhältnisses von den Chromosomen zu den Binnenkörpern angesehen werden.

1. Wenn auch in dem ruhenden Kern von *Chl. elongatum* die Centriole nicht beobachtet und verfolgt werden konnten, und auch in der fertigen Spindel Strahlungen an ihnen fehlten, so kann doch die Centrennatur der an den Spindelpolen beobachteten Körner hier nicht bezweifelt werden. Sie treten mit der ersten Anlage der Halbspindel an deren Polen auf, teilen sich, hierauf entsteht die zweite Halbspindel und rückt nun mit ihrem Centriol der Kernmembran entlang auf die entgegengesetzte Seite. Diese Entstehungsweise zeigt unzweideutig, daß hier die Teilungskomponente des Kernes erst in Einzahl vorhanden ist, und daß dieses individualisierte Zell- oder Kernorganell sich durch Zweiteilung teilt

und so die Ganzspindel bildet. Schließlich gehen die geteilten Centriole in die primären Caryosome der Tochterkerne über. Nur ihr Schicksal im Ruhekern ist nicht aufgeklärt, doch kann hier, wie erwähnt, eine Beobachtung von DANGEARD in die Lücke treten, der centriolartige Körnchen an der Kernmembran im Ruhekern beobachtet hat. Man wird daher kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß bei *Chlorogonium* wie bei so vielen Algen und Pilzen, die Centriole im Ruhekern der Kernmembran anliegen.

Es fragt sich nun, ob das hier festgestellte Vorhandensein von Centren auch für die übrigen Phytomonadinen gelten kann. Nachdem ich bei *Volvox* (1904), ARAGÃO 1910 bei *Polytomella*, CHATTON 1911 bei *Pleodorina californica* und G. ENTZ (1913, 1918) bei *Polytoma uvella* deutliche Centren nachgewiesen haben, glaube ich wohl, daß man in Anbetracht der großen Einheitlichkeit der Kernteilungsbilder in dieser Gruppe diese Frage mit ja beantworten kann. Die negativen Angaben in der Literatur sind wohl teils auf die angewandte Färbung (gewöhnliche Hämatoxylinfärbung bei *Pleodorina illionensis* von MERTON, bei *Hämatococcus pluvialis* von REICHENOW) oder zu starke Differenzierung des Eisenhämatoxylin (z. B. bei *Parapolytoma satura* von JAMESON) zurückzuführen.

Ich bin mir wohl bewußt, daß eine Verallgemeinerung dieser Zellelemente — ich hatte früher in dieser Frage diesen Fehler begangen — nicht zulässig ist[1]). In Anbetracht der großen Gleichförmigkeit, die die Kernteilung, speziell die Spindel bei allen Phytomonadinen nach den in der Literatur vorliegenden Angaben und Abbildungen aufweist, scheint mir aber für diese Gruppe dieser Schluß doch nicht zu gewagt. Wenn man z. B. die scharf zugespitzten Spindelpole bei *Polytomella agilis* in den Abbildungen DOFLEIN's mit den deutlichen Centren und Centrodesmen bei demselben Flagellat[2]) in den Abbildungen ARAGÃO's vergleicht, so er-

---

[1]) Gegenüber verschiedenen Kritikern der Centren (so z. B. JAMESON 1914), sei jedoch darauf hingewiesen, daß wohl die erste neuere Beschreibung einer Kernteilung ohne Centren seit unserem theoretischen Ausbau der Konstitution der Protistenkerne von meinem Schüler SCHÜSSLER (1911) herrührt (bereits vor den Kritiken von GLÄSER, DOBELL, JAMESON und DOFLEIN erschienen), und daß ich bereits 1912 daraufhin meine Ansicht selbst modifiziert hatte (Handb. d. Naturw. Bd. 7 p. 1130, vgl. dazu auch die treffenden Ausführungen von JOLLOS 1917 p. 262 ff.)

[2]) Der Vergleich der Abbildungen von DOFLEIN und ARAGÃO macht es übrigens sehr unwahrscheinlich, daß die von DOFLEIN untersuchte Form dieselbe Art sei wie die von ARAGÃO, wie das DOFLEIN behauptet. Abgesehen von den Verschiedenheiten bei der Kernteilung ist auch die Form und der Bau der Zelle, die Lage



scheint die Beweiskraft der negativen Angaben DOFLEIN's nicht gerade groß, und man möchte eher annehmen, daß infolge zu guter, aber für diesen Zweck zu starker Differenzierung, die Centren von DOFLEIN entfärbt worden sind. Und genau so liegt es bei der Gegenüberstellung der Bilder von CHATTON und MERTON bei *Pleodorina* und von GEZA ENTZ und JAMESON bei *Polytoma* resp. bei *Parapolytoma.* Kernteilungsbilder, wie die von MERTON, JAMESON und REICHENOW sind mir auch von anderen Phytomonadinen z. B. von *Chlamydomonas*-Arten und *Gonium* aus stark differenzierten oder mit gewöhnlichem Hämatoxylin gefärbten Präparaten wohl bekannt; doch konnten bei diesen Formen in anderen Präparaten deutliche Centren beobachtet werden, wie Her RADT und ich später zeigen werden. Wenn auch bei den Kernteilungsvorgängen der Protisten die Anwesenheit distinkter Centriole auch nach unserer Anschauung durchaus nicht immer vorhanden ist, sondern nur das einer irgendwie morphologisch ausgebildeten besonderen Teilungskomponente, so glaube ich doch, daß man für die Phytomonadinen behaupten kann, daß hier diese Teilungskomponente in Form von individualisierten Centriolen auftritt. Im übrigen sei bezüglich der Centrenfragen auf die treffenden Ausführunngen von JOLLOS verwiesen (1917 S. 262 ff.), denen ich in allen Punkten völlig beistimme.

2. Bei der Schilderung der Kernteilung wurde schon eingehend auseinander gesetzt, daß die Angaben einzelner Autoren, z. B. ARAGÃO und JAMESON, wonach die Chromosomen teilweise vom Material des Binnenkörpers entstehen, nicht zutreffend ist. Vielmehr darf wohl in Übereinstimmung mit DANGEARD, REICHENOW und DOFLEIN angenommen werden, daß bei allen bisher untersuchten Phytomonadinen, der Binnenkörper bei der Ausbildung der Chromosomen unbeteiligt ist. Andererseits haben aber unsere Beobachtungen auch ergeben, daß eine Verallgemeinerung dieses Tatbestandes nach der Richtung hin, daß überhaupt keine Beziehungen zwischen Binnenkörper und Chromosomenmaterial bestehen, selbst für die Phytomonadinen nicht zutrifft, bei denen doch in den Prophasen diese Unabhängigkeit so klar hervortritt. Denn wir haben ja eingehend gesehen, wie in den Telophasen bei *Chlorogonium elongatum* zunächst aus dem gesamten Kernmaterial, den Chromosomen (der generativen Komponente) wie

---

des Kernes und der Spindel bei beiden Formen ganz verschieden. Auch PASCHER gibt in seinem Referate über DOFLEIN's Arbeit „Zuckerflagellaten" (dieses Archiv Archiv Bd. 38 S. 396) der gleichen Meinung Ausdruck.

Centriol (der Teilungskomponente) ein einheitlicher Binnenkörper, also ein primäres, echtes Caryosom gebildet wird. Erst sekundär trat das Chromosomenmaterial (sowie offenbar auch das Centriol) in den Außenkern über und es blieb nur ein einfacher Binnenkörper oder Nucleolus zurück, der nun weder die generative noch die Teilungskomponente enthält. Denn selbst wenn das Material des Nucleolus auch teilweise für die Spindelbildung Verwendung finden sollte, so kann dem doch unmöglich eine allgemeinere Bedeutung zukommen, da in anderen Fällen, wie z. B. bei Ascomyceten *(Galactinia)* die Spindel völlig unabhängig von dem Nucleolus gebildet wird. Völlig dogmatisch und verfehlt ist es jedoch, wenn man gar, wie dies Doflein neuerdings tut, überall das Chromatin in den Außenkern verlegt, in das Caryosom nur die lokomotorische Komponente. „Dem mannigfaltigen Aufbau des Caryosoms bei verschiedenen Protisten wird damit nicht Rechnung getragen" (Jollos 1917 S. 271). Der Binnenkörper kann vielmehr, je nachdem bei den verschiedenen Protisten oder in verschiedenen Entwicklungsstadien ein und derselben Form, entweder beide Komponenten enthalten, oder die eine oder die andere, oder schließlich überhaupt keine. Das Wesentliche unserer Anschauung, mit der alle neueren Tatsachen übereinstimmen, ist „die Lehre, daß bei der Teilung aller Protisten, der einfachsten wie der höchstentwickelten zwei Komponenten hervortreten, die lokomotorische und die idiogenerative, und daß die mannigfaltige Konstitution der Protistenkerne durch die wechselnde Anordnung und Ausbildung dieser beiden Komponenten bedingt wird" (Jollos 1917). Auch im Kernbau und der Kernteilung der Phytomonadinen tritt die Berechtigung dieser Anschauung in klarster Weise zutage. Im übrigen sei auch hier bezüglich der Bedeutung des Caryosoms für die Kernkonstitution auf die Ausführungen von Jollos (1917 S. 269—272) hingewiesen, in denen er sich in seinem Nachtrag mit Doflein auseinandersetzt.

Literaturverzeichnis.

Literatur zu Programm der Untersuchungen.

Bütschli, O. (1882): Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz. Bd. 5.

Burgeff, H. (1915): Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens Kunze. Flora N. F. Bd. 7.

Hartmann, M. (1904): Die Fortpflanzungsweise der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biol. Zentralbl. Bd. 24.

— (1906): Tod und Fortpflanzung. München.

— (1914): Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges.

— (1915): Mikrobiologie. Allgemeine Biologie der Protisten. Kultur d. Gegenw. Teil 3 Abt. 4.

— (1917): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung) der Phytomonadinen (Volvocales). II. Mitteilung. Sitz.-Ber. d. königl. Akad. d. Wiss. Bd. 52 p. 760.

Hartmann u. Schilling (1917): Die pathogenen Protozoen. Springer, Berlin.

Hertwig, R. (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.

— (1903): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München.

Jennings, H. S. (1908): Heredity, variation and evolution in protozoa. I. The fate of new structural characters in paramecium, in connection with the problem of the inheritance of acquired characters in unicellular organisms. Journ. exper. Zool. Vol. 5 p. 577.

— (1908): Heredity, variation and evolution in protozoa. II. Heredity and variation of size and form in paramecium, with studies of growth, environmental action and selection. Amer. Phil. Soc. Vol. 47 p. 393.

Jollos, V. (1913): Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 33 p. 222.

— (1916): Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Zentralbl. Bd. 36 p. 497.

Klebs, G. (1889): Zur Physiologie der Fortpflanzung. Biol. Zentralbl.

— (1899): Über die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena (G. Fischer).

Maupas, E. (1888): Recherches experimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. T. 6.

Pascher, A. (1916): Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 34.

Prowazek (1910): Physiologie der Einzelligen. Leipzig (Teubner).

Schaudinn, F. (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges.

Weismann, A. (1881): Über Leben und Tod. Jena (G. Fischer).

— (1881): Über die Dauer des Lebens. Jena.

Woodruff, L. (1911): Two Thousand Generations of Paramaecium. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 p. 263.

Woodruff and Erdmann (1914): Complete periodic nuclear reorganization without cell fusion in a pedigreed race of Paramaecium. Proceed. Soc. exper. Biol. Med. Vol. 11 p. 56.

Literatur zu Die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium*.

Aragão, de Beaurepaire (1910): Untersuchungen über Polytomella agilis n. g., n. sp. Memorias do Inst. Oswaldo Cruz Vol. 2.

Armbruster, L. (1913): Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (Osmia cornuta Latr.). Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11 p. 242.

Bütschli, O. (1883–1884): Protozoa II. Mastigophoren. Bronn's Klassen u. Ordn. des Tierreiches p. 835—836.

Chatton, E. (1911): Pleodorina californica a Banyuls-sur-mer. Son cycle évolutif et sa signification phylogénique. Bull. Scient. France Belg. T. 44 p. 309.

Dangeard, P. A. (1888): Recherches sur les Alges inférieurs. Ann. de sc. natur. VII. Sér. T. 7 p. 112.

— (1899): Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou l'Histoire d'une cellule. Le Botaniste 6. Série 2—6 Fasc. p. 65.

Doflein, F. (1916): Lehrbuch der Protistenkunde. 4. Aufl. Jena. p. 516.

— (1916): Polytomella agilis. Zool. Anz. Bd. 47 p. 273.

— (1916): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VIII. Pyxidicula operculata (Agardh). Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere Bd. 39 H. 4 p. 535.

Entz, G. jun. (1913): Cytologische Beobachtungen an Polytoma uvella. Vorl. Mitteil. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 23. Jahresversammlung, p. 249—252, mit 1 Taf.

— (1918): Über die mitotische Teilung von Polytomella uvella. Arch. f. Protistenk. Bd. 38 Heft 3.

Francé (1897): A Chlorogonium. Félék Szervezete Termiszetrajzi Füzetek Vol. 20.

Guilliermond, M. A. (1911): Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes et nouvelles observation sur les Mitoses des asques. Revue générale de Botanique T. 23 p. 89.

Hartmann, M. (1904): Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biol. Zentralbl. Bd. 24 p. 18—32, 33—61.

— (1913): Flagellata. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 3.

— (1916): Die Kernteilung von Chlorogonium elongatum Dang. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin.

Jacobsen, H. C. (1910): Kulturversuche mit einigen niederen Volvocaceen. Zeitschrift f. Botanik Bd. 2.

— (1916): Die Kernteilung von Chlorogonium elongatum Dang. Sitz.-Ber. d. Ges. f. naturf. Freunde Berlin.

Jameson, A. P. (1914): A new Phytoflagellate (Parapolytoma satura n. g. n. sp.) and its method of nuclear division. Arch. f. Protistenk. Bd. 33 p. 21—45, Taf. 3, mit 1 Textfig.

Jollos, V. (1917): Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilung. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 p. 229.

Klebs, G. (1881—1885): Die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen. Bd. 1 p. 233—361, mit Taf. 2 u. 3.

Merton, H. (1908): Über den Bau und die Fortpflanzungsweise von Pleodorina illinoisensis Kofoid. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90 p. 445—478, Tab. 27, 28, Textfig. 2.

Nachtsheim, H. (1913): Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). Arch. f. Zellforsch. Bd. 11.

Reichenow, E. (1910): Untersuchungen an Haematococcus pluvialis nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 33.

Schüssler, H. (1917): Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Protozoenstudien. I. Über die Teilung von Scytomonas pusilla Stein. Arch. f. Protistenk. Bd. 38.

Stein, F. (1878): Der Organismus der Infusionstiere. III. Flagellaten. Leipzig.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren der Tafeln 1—3 beziehen sich auf *Chlorogonium elongatum* Dangeard, die auf Knop-Agar gezüchtet wurde. Die Präparate wurden entweder mit Flemming'scher Lösung oder mit Sublimat-Alkohol nach Schaudinn fixiert und mit Safranin-Lichtgrün (Tafel 1 u. 2) oder Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (Tafel 3) gefärbt. Sämtliche Zeichnungen sind von der wissenschaftlichen Zeichnerin Fräulein E. Krause mit dem Abbe'schen Zeichenapparat bei Zeiss Apochr. 2 mm und dem Komp. Ok. 12 und 18 gezeichnet.

Tafel 1.

Fixierung: Flemming-Flüssigkeit; Färbung: Safranin-Lichtgrün Apochr. 2 mm; Komp. Ok. 12; Vergrößerung ca. 1950.

Fig. 1. Vegetative Form mit Kern, 2 Pyrenoiden, Basalkorn und Geißeln.

Fig. 2. Einzellstadium mit Kern in Metaphase.

Fig. 3 u. 4. Zweizellstadium mit Kernen in Telophasen (Querteilung).

Fig. 5. Desgl. mit Ruhekern.

Fig. 6 u. 7. Desgl. mit Kernen in Prophasen der zweiten Teilung.

Fig. 8 u. 9. Desgl. mit Metaphasen.

Fig. 10 u. 11. Desgl. mit Anaphasen, bei Fig. 4—7 und 9—11 Längsstreckung der ursprünglich quergeteilteh Zellen.

Fig. 12—14. Vierzellstadien, bei Fig. 12 u. 13 Längsstreckung der quergeteilten Zellen, bei Fig. 14 Querteilung.

Fig. 15. Vierzellstadium mit Kernen in Metaphase zur 3. Teilung, in den beiden mittleren Zellen Chromosomenplatte vom Pol gesehen (10 Chromosomen).

Tafel 2.

Fixierung: Flemming-Flüssigkeit; Färbung: Safranin-Lichtgrün; Vergrößerung bei Fig. 16—20 ca. 1950 (Apochr. Imm. 2 mm, Komp. Ok. 12), bei Fig. 21—38 ca. 2600 (Apochr. Imm. 2 mm, Komp. Ok. 18).

Fig. 16. Vierzellstadium mit Ruhekernen, beginnende Längsstreckung, Kerne in der Mitte.

Fig. 17—19. Kernwanderung nach entgegengesetzten Zellpolen in den sich bildenden Agameten.

Fig. 20. Fertige Vierteilung. Rückwanderung der Kerne nach der Zellmitte, Ausbildung der Pyrenoide und der definitiven Gestalt.

Fig. 21. Ruhekern.

Fig. 22 u. 23. Prophase mit (Fig. 22) und ohne (Fig. 23) Binnenkörper.

Fig. 24 u. 25. Bildung der Halbspindel.

Fig. 26—28. Bildung der Ganzspindel.

Fig. 29. Metaphase.

Fig. 30 u. 32. Anaphasen.

Fig. 31. 10 Chromosomen (zu 5 Paaren gekoppelt) aus einer Metaphase in Polansicht.

Fig. 33—35. Telophasen mit Spindelresten, Bildung des primären Caryosoms.

Fig. 36—38. Telophasen mit Ausbildung des sekundären Nucleolus und des Außenkerns.

Tafel 3.

Fixierung: Sublimat-Alkohol oder Flemming, Färbung: Eisenhäm. Heidenhain.
Vergrößerung bei Fig. 39—47: 1950fach (Apochr. Imm. 2 mm, Komp. Ok. 12), bei Fig. 48—73: 2600fach (Apochr. Imm. 2 mm, Komp. Ok. 18).

Fig. 39. Erwachsene Form mit deutlichem Chromatophor, Kern, frühes Prophasestadium.

Fig. 40—43. Prophasestadien, Pyrenoide in verschiedenen Graden der Auflösung.

Fig. 44—47. Anormale Teilungsstadien.

Fig. 44. Kerne mit zwei Binnenkörpern, in der Zelle bereits 5 Pyrenoide neu gebildet.

Fig. 45. In der ungeteilten Zelle 2 Kerne und 3 Pyrenoide.

Fig. 46. Ungeteilte Zelle mit 3 Kernen in Telophase.

Fig. 47. Ungeteilte Zelle mit 3 Kernen und 2 Pyrenoiden.

Fig. 48. Ruhekern.

Fig. 49—52. Prophasestadien.

Fig. 53 u. 54. Prophasen mit Halbspindel, bei Fig. 54 Centriol bereits geteilt.

Fig. 55. Fast fertige Ganzspindel.

Fig. 56. Leicht schiefe Metaphase mit 10 Chromosomen und deutlichen Centren, zentrales, helles Plasma und Cromatophor deutlich erkennbar.

Fig. 57. Metaphase.

Fig. 58. Zwei Metaphasen in ungeteilter Zelle.

Fig. 59. Zwei Anaphasen in ungeteilter Zelle.

Fig. 60—62. Anaphasen (zu 5 Paaren gekoppelt).

Fig. 63—72. Telophasen, bei Fig. 68—73 Telophasen und Beginn der Zellteilung, bei Fig. 68, 70—72 Differenzierung des primären Caryosoms in Außenkern und sekundären Nucleolus.

Fig. 73. Rekonstruktion der Tochterkerne vollendet, Zelle geteilt.

Studien an intracellularen Symbionten.

II. Die Symbionten von *Aleurodes*, ihre Übertragung in das Ei und ihr Verhalten bei der Embryonalentwicklung.

Von
Paul Buchner,
Zoolog. Institut München.

(Hierzu Tafel 4 u. 5 und 1 Textfigur.)

Als meine erste Symbiontenstudie im Jahre 1912 erschien, wies ich auf die zahlreichen auf diesem Gebiet noch ungelösten Fragen hin. Seitdem ist seine Literatur durch eine Anzahl weiterer Beiträge bereichert worden (Hirschler, Pierantoni, Breest, Buchner), aber nach wie vor sind, ganz abgesehen von der wichtigsten Frage nach der Funktion der symbiontischen Organismen, eine Reihe morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Fragen aufzuklären. Besonders in letzter Hinsicht wissen wir noch nicht allzuviel. Deshalb habe ich es unternommen, in dem vorliegenden zweiten Beitrag meiner Studien die Schicksale eines Symbionten vom Ei bis in das erwachsene Tier hinein genauer darzustellen, also die Entwicklungsgeschichte eines Mycetoms zu geben; bei dem gewählten Objekt, den kleinen, unscheinbaren Aleurodiden, schien dies besonders geboten, da sich hier, wie ich schon 1912 in einer kurzen Mitteilung auseinandersetzte, ganz abweichende Infektionsverhältnisse zeigen, die interessante Fragen für die Embryonalentwicklung ergeben. Die Untersuchung war schon vor mehreren Jahren begonnen worden, aber zeitweise durch Materialmangel und andere Arbeiten zurückgedrängt worden. Die *Aleurodes*-Arten sind zwar zum Teil recht häufige Tiere, aber es ist infolge ihres vereinzelten Auftretens nicht leicht, ein umfangreicheres embryologisches Material zusammen zu bringen. Zu anatomischen Studien und für die Infektion des Eies

habe ich eine Reihe von Arten benutzt, so *Aleurodes aceris* Geoff. und eine weitere, mir unbekannte auf Ahorn lebende Art, eine auf Buchen sehr häufige aber recht kleine Form, eine andere auf Haselsträuchern lebende (*Al. avellanae* Sign.) und in geringerem Maße eine *Aleurodes*-Art von Epheublättern, welch' letztere ich in der Umgebung von Görz gesammelt habe. Diese alle aber eigneten sich nicht zur Gewinnung von Eiern, bis ich *Aleurodes proletella* L. noch heranzog, eine auf der Unterseite von *Chelidonium maius* überaus häufige Art. Sie bietet die großen Vorzüge, daß die Tiere gesellig leben, oft in Massen die Blätter als Larven und Puppen bedecken und die Imagines ihre Eier, in regelmäßige Kreise geordnet, hier in Menge ablegen. Sie habe ich denn ausschließlich für den entwicklungsgeschichtlichen Teil der Arbeit verwendet.

Die Fixierung der Embryonen bietet manche Schwierigkeit. Sie sind nicht nur durch eine sehr feste Schale geschützt, sondern noch mit einem Wachsüberzug versehen, der es unmöglich macht, wässerige Flüssigkeiten zu wählen. Am besten eignet sich das Carnoy'sche Gemisch, selbst Petrunkewitsch's Flüssigkeit wird nicht angenommen. Ich habe auch den Weg beschritten, die Eier, die stets auf der Unterlage blieben, zunächst einen Augenblick in Alkohol zu stecken und dann erst in die Fixierungsflüssigkeit zu bringen. In allen Fällen aber blieb ein Teil der Tiere schlecht fixiert und war geschrumpft, während andere den nötigen Anforderungen entsprachen.

Auch Totalpräparate, gefärbt und ungefärbt, tragen zum Verständnis der Vorgänge bei und sind besonders bei den flachen Larven und Puppen geboten.

1. Die Infektion des Eies.

Die Art, wie die Pilze bei den Insekten in das Ei eindringen, ist bei den einzelnen Formen sehr verschieden; die Arbeiten von Pierantoni und Buchner haben hier vor allem aufgeklärt. Die Infektion kann in sehr junge, ältere und nahezu ausgewachsene Eier vor sich gehen, kann am animalen oder negativen Pol stattfinden oder auch ziemlich allseitig, wie ich es bei dem sehr früh infizierten *Camponotus*-Ei fand (1918). Die Menge der Pilze kann eine sehr stattliche sein, nach hunderten zählen, oder es wandern nur einige wenige ein. Stets aber gilt hierbei als Regel, daß die Symbionten, die ja vor der Übertragung Zellen des Wirtstieres bewohnten, diese vorher verlassen und frei zwischen den Zellen sich zu dem Ei hinbewegen. In der Folge aber teilte ich zwei Aus-

nahmen von diesem Verhalten mit, bei *Aleurodes* fand ich, daß die ganzen Mycetocyten eindringen und noch im abgelegten Ei intakt mit ihren Kernen aufzufinden sind (1912) und für *Pyrosoma* konnte ich durch eine Umdeutung der Julin'schen Ergebnisse über die Entstehung der Leuchtorgane etwas entsprechendes für dessen offenkundige Leuchtsymbionten sehr wahrscheinlich machen (1914). Eine eingehendere Schilderung der Infektionsvorgänge bei den Aleurodiden habe ich indessen bisher verschoben, weil ich sie eben im Zusammenhang mit der weiteren Embryonalentwicklung geben wollte. Es war angesichts der Tatsache, daß das Ei unversehrte mütterliche Somazellen in sich barg, ja nicht ohne Interesse, zu beobachten, wie sich diese in dem neuen, lebenskräftigen Medium verhalten würden, in das sie gewissermaßen explantiert worden waren.

Ich stelle die Verhältnisse dar, wie sie bei *Aleurodes aceris* liegen, schicke aber gleich voraus, daß sie bei anderen Arten, insbesondere auch bei *Aleurodes proletella*, von dem dann die Embryonalentwicklung geschildert wird, in völlig entsprechender Weise verlaufen. Zur Zeit der Infektion liegen die Mycetocyten überall zwischen den Eiröhren eingesprengt, ohne ein geschlossenes Organ zu bilden. Wie dieser Zustand sich von einem früheren, in dem diese Zellen noch ein völlig geschlossenes Organ, also ein Mycetom, bilden, ableitet, wird am Ende seiner Entwicklungsgeschichte darzulegen sein. Einer weiten Wanderung oder der Loslösung aus einem Verband von Schwesterzellen, wie sonst mehrfach, bedürfen die Pilze also nicht, Zwischen die Mycetocyten haben sich überall Fettzellen eingedrängt. die die gleiche Größe wie diese besitzen. Aus den Fig. 3 und 4 (Taf. 4) ist ersichtlich, wie die Mycetocyten dem Follikel der Eizellen vielfach dicht anliegen. Die Eiröhren sind nach dem Hemipterentypus gebaut, besitzen also eine endständige Nährzellanlage, die einzeln heranwachsenden Ovocyten sind sehr langgestreckt und weisen einen auf jungen Stadien relativ recht geringen Durchmesser auf, besonders aber laufen sie hinten in einen sich allmählich stark verschmälernden kegelförmigen Teil aus (Taf. 4, Fig. 1). Ein derartiges Ei besitzt zunächst keinen Dotter und ist noch pilzfrei.

Die Infektion setzt etwa mit Beginn der Dotter- und Fettbildung ein. Es drängen sich zu dieser Zeit vereinzelte Mycetocyten am hinteren Ende der Eizelle durch den Follikel in den Raum zwischen diesen und das Ei. Stellte vorher der Follikel auch hier, wie an der übrigen Oberfläche desselben ein regelmäßiges, noch ziemlich hohes Epithel dar, so werden nun die einzelnen Zellen weit

auseinandergedrängt und stehen oft nur durch eine ganz dünne Haut noch miteinander in Verbindung. Die Einbruchstelle ist aber, wie dies auch sonst fast stets der Fall ist, ganz eng abgegrenzt. Soweit der Follikel dem dünnen Eifortsatz noch anliegt, wird er nicht attackiert, sondern allein im Verlaufe der kurzen Strecke von seinem Ende bis zu dem Ansatz des zu dieser Zeit noch soliden Oviduktes. Anfangs findet man nur eine oder zwei Mycetocyten in diesem Raume, oft liegt eine oder die andere nach außen so dicht an, daß man vermuten möchte, sie sei im Begriff, ebenfalls den Follikel zu durchsetzen. Diesen Zustand gibt Fig. 2 der Taf. 4 wieder. Nirgends fand sich ein Anhaltspunkt dafür, daß etwa die Mycetocyten die Follikelzellen durchbohren, sondern man kann als sicher annehmen, daß sie zwischen ihren Zellgrenzen sich einzudrängen vermögen, und daß das Loch, das so vorübergehend in dem Epithel entsteht, sich alsbald wieder schließt. Die Dehnung, welche die ja ziemlich großen Fremdlinge in dem Follikelepithel verursachen, und die notwendig zu einer Lockerung der Elemente führt, wird zudem den nachfolgenden Zellen den Durchtritt erleichtern. Das von ihnen eingenommene Lumen muß sich natürlich vergrößern.

Fig. 3 (Taf. 4) stellt den Höhepunkt des ersten Teiles der Infektion dar. Der Follikel wird auseinandergetrieben, seine Zellen sind hier stark abgeplattet, an mehreren Stellen trennt nur eine dünne Haut die innenliegenden Mycetocyten von der Umgebung. Der gedehnte Teil setzt sich scharf von dem normal gebliebenen ab. Der Schnitt zeigt drei Mycetocyten eingedrungen, einige werden ihnen noch folgen. Nun macht sich auch an der Eizelle eine Reaktion auf dieselben bemerkbar. Der dünne Fortsatz des Eies ist geschwunden, die Ovocyte schließt hinten breiter und stumpfer ab, Anzeigen der Ablagerung von Reservesubstanzen machen sich bemerkbar. Es ist nicht leicht, genau anzugeben, ob der Fortsatz eingezogen worden ist, oder ob hier das sich natürlich ständig vergrößernde Ei besonders in die Breite gewachsen ist, ich nehme jedoch an, daß das erstere der Fall ist, denn der abgeplattete Teil des Follikels hat sich wesentlich vergrößert, was notwendig nach vorne zu geschehen sein muß. Das Ei zieht sich also gewissermaßen zurück und überläßt den dadurch freien Teil des zunächst noch intakten Follikels der Deformierung durch die Mycetocyten, so daß der von ihnen eingenommene Raum also durch zwei Faktoren geschaffen wird.

Wo bisher die Infektion eines Eies durch symbiontische Orga-

nismen beschrieben wurde, stieß man auf die interessante Tatsache einer vorzüglich funktionierenden Regulation seitens des Wirtes. Die die Einwanderung begünstigenden Momente, — wir nehmen an chemotaktischer Natur, — spielen nur kurze Zeit, dann hört der Zustrom auf. Die Zahl der eintretenden Pilze ist stets annähernd gleich, wenn man sie auch in den meisten Fällen nicht genau feststellen kann, eine für das Ei bedenkliche Überschwemmung ist noch nie, auch nicht als pathologisches Vorkommnis beobachtet worden. Das Gleiche ist hier der Fall, die Abschätzung ist aber eine besonders einfache, da wir die ganzen Mycetocyten ohne weiteres zählen können. Ich habe eine Anzahl Zählungen durchgeführt und gefunden, daß fast stets 9—10 Zellen eindringen. Sind diese vereinigt, so wird gewissermaßen die Türe geschlossen, die Follikelzellen rücken wieder überall zusammen und stellen wie vorher ein hohes Epithel dar. Mit einer Kontraktion des Abschnittes werden wohl auch Vermehrungsteilungen Hand in Hand gehen. Die Mycetocyten ordnen sich fest aneinander, so daß keine Lücken zwischen ihnen bestehen bleiben und bilden, dem zur Verfügung stehenden Raume entsprechend, ein länglich ovales Paket. Auf dem Querschnitt trifft man meist zwei Zellen an. Eine Folge der Verkürzung dieses Abschnittes ist es auch, daß nun die Pilzzellen näher an das Ei heranrücken, von dem sie vorher durch eine Lücke getrennt waren, ja daß sie sich bereits etwas in das Ei eindrücken, das nun schon reichlich Dotter führt (Fig. 4, Taf. 4).

Damit sind wir schon in den zweiten Teil des Infektionsprozesses eingetreten. Mit der Durchsetzung des Follikels ist ja das Ei selbst noch nicht infiziert. Es folgt also jetzt die Einwanderung der Mycetocyten in das Ei selbst. Der Ausdruck „Einwanderung" erscheint insofern berechtigt, als der Prozeß zweifellos von einer Ortsveränderung derselben begleitet wird. Man kann mit Sicherheit die Möglichkeit ausschließen, daß etwa die Eizelle die Pilzzellen in der Folge umwächst oder daß eine weitere Kontraktion des Follikels sie völlig hineinpreßt. Denn der Raum, den diese jetzt noch einnehmen, bleibt als Höhlung erhalten und geht in ganz eigentümlicher Weise in den Eistiel über.

Zwischen das Stadium der Fig. 4 und Fig. 5 (Taf. 4) fällt die Bewegung des Fremdkörpers nach vorne. Ich hätte als Bindeglied noch eine Figur zeichnen können, die vorne denselben etwas tiefer in das Eiplasma eingetreten zeigt und hinten eine entsprechende Lücke entstehen läßt. Allmählich wird der ganze Raum frei, den die Pilzzellen in Fig. 3 und 4 einnehmen und stellt einen sich etwas

verengenden Kanal dar; beigetragen hat hierzu außer der Vorwärtsbewegung der Mycetocyten ihre Umgruppierung; vorher etwa einen dreimal so langen wie breiten Körper bildend, schließen sie sich ungefähr zu einer Kugel zusammen und diese ist nun völlig in das Ei eingetreten, so daß nur ihr hinterer Teil noch frei heraussieht. Der Ort des Eintrittes ist streng fixiert, er geht nicht genau zentral vor sich, sondern der Körper liegt näher an einer Seite des Eies. An dieser bildet das Eiplasma nach hinten einen freien, spitz auslaufenden Rand, der nach der gegenüberliegenden Seite zu in einen breiten, nach außen und innen abgerundeten Wulst übergeht. Schon an der Fig. 4 war diese Eigentümlichkeit zu erkennen, in Fig. 5 und den beiden folgenden Bildern ist sie ganz auffällig. Der Infektionskanal aber geht einer weiteren Ausgestaltung entgegen. Schon Fig. 5 läßt diese erkennen. Vor allem sondert er sich in zwei Abschnitte. Soweit die Follikelzellen dem Ei anliegen, haben sie zu dieser Zeit erst ein dünnes Chorion abgeschieden, in dem Teil des Kanales, der an das Ei anschließt, wird dieser Sekretionsprozeß beträchtlich gesteigert, das Rohr wird von einem dicken Mantel derselben Substanz versteift. Nach hinten zu nimmt diese Tätigkeit des Follikels wieder ab und wird besonders im hintersten Teil auf ein Minimum beschränkt. In diesem Abschnitt schwillt zudem der Kanal allmählich blasenförmig an. Die kleinen Teile der Eioberfläche, die in der Nachbarschaft des Mycetocyten eines angrenzenden Follikels entbehren, erhalten natürlich auch kein Chorion.

An der gleichen Figur fällt ferner noch eine sanfte Krümmung des Kanals nach der Seite hin auf, an der der hintere Eirand breiter geblieben ist; auch dies ist eine ganz regelmäßige Erscheinung, sie wird auf den nächsten Stadien sich noch beträchtlich steigern, aber stets in gleicher Weise zum Ei orientiert sein. Mit dieser Krümmung und der exzentrischen Infektion hängt ferner eine Asymmetrie in der Entfaltung des Follikels zusammen. Hinter dem breiteren Eirande springt er wulstförmig nach innen vor, die Zellen sind höher und die Kerne entsprechend gestellt. Wenn man von dieser Differenzierung weiß, erkennt man auch schon auf Fig. 4 die ersten Andeutungen an der entsprechenden Stelle, die in einer anderen Stellung der Kerne und höheren Zellen beruhen.

Wenn einmal das Stadium der Fig. 5 erreicht ist, tritt keine wesentliche Änderung mehr ein. Das Eiplasma schließt sich noch enger an den Pilzpfropf an, so daß es sich nicht mehr an seiner Oberfläche nach innen einzieht, es umhüllt ihn aber nie vollständig. Etwas beträchtlichere Veränderungen macht der Follikel und der

Infektionskanal durch. Wie gewöhnlich, plattet sich der erstere in dem nun ausgewachsenen Ei immer stärker ab und degeneriert allmählich, das Chorion hat seine endgültige Stärke erreicht. Am dicksten aber ist es längs des Kanals geworden, dessen hinterer Blasenteil dünnwandig geblieben ist und immer stärker abgesetzt wird, vor allem auch dadurch, das der mittlere Kanalabschnitt sich sehr verengt; gleichzeitig steigert sich die Krümmung des Rohres immer mehr, bis dieser mittlere Teil völlig quer liegt und dem Ei angepreßt wird. Fig. 6 und 7 werden den Vorgang ohne weiteres verständlich machen. Die Degeneration des Follikels erstreckt sich natürlich auch auf diesen hintersten Abschnitt, wenn auch den pyknotisch werdenden Kernen noch etwas mehr Plasma zur Verfügung bleibt.

Regelmäßig findet man im Lumen des Kanals noch ein eigentümliches Gerinnsel vor, das am hinteren Ende des Pilzpfropfes ansetzend von hier kegelförmig, sich stark verjüngend, nach hinten zieht. In ihren Einzelheiten wechselt die Struktur erheblich, sie klebt vielfach auch an den Wänden des Rohres, offenbar hat hierauf die Fixierung einen Einfluß. Wahrscheinlich stellen die feinen Fäden, die schon vorher den Hohlraum hier durchsetzten (Taf. 4, Fig. 5) das Ausgangsmaterial der Bildung dar. Daß sie in innigem Zusammenhang mit den Mycetocyten steht, geht auch daraus hervor, daß dieser Fortsatz ein merkwürdiges sogleich noch zu beschreibendes gelbes Pigment enthält, das sich in gleicher Weise nur noch in jenen findet. Man muß also annehmen, daß es sich um eine oberflächliche Absonderung der Pilzzellen handelt, der durch deren Bewegung die angegebene Form gegeben wird. Irgendwelche Bedeutung kommt der Substanz in der Folge nicht zu.

Nach Beendigung der Infektion trifft man, wenn auch nur sehr selten, die ein oder andere Pilze führende Zelle zwischen die Follikelzellen in der Gegend der Infektion eingelagert, es handelt sich um solche, die sich verspätet haben. Etwas entsprechendes habe ich auch bei selbständig infizierenden Symbionten mehrfach schon beschrieben (so bei Aphiden und Zikaden).

Die Mycetocyten bleiben während des ganzen Vorgangs die gleichen, wenn wir von den geringen Gestaltsveränderungen absehen; stets kann man in ihnen einen völlig normalen Kern mit reichlichem Chromatin und Nucleolus finden; ihr Plasma ist von den kugeligen oder ovaleu Pilzen dicht erfüllt, so daß es auf kaum erkennbare Wabenwände beschränkt wird. Auch die Pilzumrisse sind oft sehr undeutlich zu dieser Zeit, so daß die Wiedergabe der Präparate

hier bei den Infektionsbildern in dieser Hinsicht oft eine etwas schematisierende ist. Gelegentlich allerdings liegen sie schön isoliert und scharf konturiert. Diese Undeutlichkeit, die von der prallen Füllung der Zellen herrührt, ich habe über sie schon 1912 berichtet, schwindet aber sofort, wenn man statt der Eisenhämatoxylinpräparate solche mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin herstellt; hierbei bleiben merkwürdige Einlagerungen in ihrer natürlichen Farbe erhalten, die alle *Aleurodes*-Mycetocyten, auch die der anderen Arten, auszeichnen. Das Plasma ist, soweit es dem Wirtstier angehört, von einem leuchtenden, bald mehr gelblichen, bald schön orangefarbenen Pigment durchsetzt. Auf solche Weise werden die Kämmerchen, in denen die Symbionten liegen, deutlich markiert. Mit Vorliebe liegt die Substanz auch um den Kern, wo sich eben etwas mehr Plasma zu erhalten pflegt, und unter der Oberfläche der Zelle. Schon früher habe ich beschrieben, wie sie auch während der Mitose erhalten bleibt und dann besonders in der Polstrahlung sich anhäuft (1912).

Dieses Pigment erhält sich auch während der Infektion unverändert und findet sich merkwürdigerweise auch in dem eben erwähnten Fortsatz im Infektionskanal, ein Hinweis, daß dieser in innigem Zusammenhang mit dem Pilzpfropf entsteht.

Wir haben das Ei bis zum legereifen Zustand verfolgt. Während der letzten Wandlungen hat sich der Eikern, der schon frühzeitig zur Oberfläche aufgestiegen war, in die erste Reifeteilungsspindel aufgelöst, und die Äquatorialplatte gebildet. Auf diesem Stadium wartet das Ei bis zur Besamung.

Warum der Infektionskanal, nachdem er seinen Zweck erfüllt hat, nicht schwindet, sondern so merkwürdig ausgebaut wird, klärt die Beobachtung der Eiablage sofort auf. Bei dieser tritt als erstes der blasige Teil des Kanals aus dem Tier, seine Außenseite ist offenbar klebrig, denn mit ihr wird das Ei an die Unterseite des *Chelidonium*-Blattes geheftet, der übrige dickwandige Teil des Rohres aber sehr elastisch, denn er streckt sich sogleich vollkommen und wird zum Eistiel. Da das Weibchen sich bei der Ablage nur wenig vom Ort bewegt, und nach jedem abgelegten Ei eine kleine Drehung macht, entsteht ein Kreis von Eiern, deren Stiele alle nach außen schauen. Vielfach ist dieser Kreis aber unvollständig und manches Ei wird auch einzeln abgelegt. Deutlich ist schon im Leben mit der Lupe die gelbe Kugel in ihm zu erkennen und bei genauerem Zusehen sieht man das Pigment fast durch den ganzen Stiel nach hinten ziehen.

Es ist gewiß merkwürdig, wie hier die Biologie der Eiablage mit den Vorgängen der Pilzinfektion verknüpft ist.

Vergleichen wir noch kurz die Infektionsweise mit den sonst bekannten. Sie geht an der bei den Hemipteren gewohnten Stelle vor sich, die Fälle, in denen die Pilze am vorderen Ende des Eies eintreten, sind bei weitem in der Minderheit (einige Cocciden), viele Cocciden, offenbar alle Zikaden, Zikadelliden, Psylliden, Aphiden besitzen die gleiche Einfallspforte in das Ei. Aber, wie schon eingangs erwähnt, verlassen in all diesen Fällen die Pilze vorher das Mycetom oder, wo ein solches fehlt, wie bei vielen Cocciden, die Mycetocyten und dringen nackt in das Ei. Das hat den weiteren Unterschied im Gefolge, daß hier die Follikelzellen wirklich vorübergehend der Wohnsitz der Symbionten werden, während bei *Aleurodes* alles dafür sprach, daß sich die Mycetocyten zwischen diese eindrängen. Zudem sind ja die Mycetocyten viel größer als die Follikelzellen. Die bekannten Infektionsweisen kann man in zwei Gruppen teilen, eine solche bei der eine ständige allmähliche Einwanderung in das Eiplasma vor sich geht (Beispiel die Aphiden) und eine andere, bei der erst die Pilze sich im Follikel und in einem zwischen diesem und hinter dem Ei entstehenden Hohlraum sammeln, um dann ziemlich gleichzeitig und sichtlich mit größerer Heftigkeit in das Ei einzudringen (Beispiel die Zikaden).

Diesem letzteren Typus folgt auch *Aleurodcs*. Die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Zikaden steigert sich noch, wenn man sich erinnert, daß ich auch bei diesen ein Zurückweichen eines hier gelegenen verjüngten Eizapfens vor den Pilzen beschrieben habe. Überall aber liegt am Ende der Infektion die Pilzmasse inniger in das Eiplasma eingeschlossen und wird allseitig von diesem umgeben. *Icerya purchasi* macht hier nach PIERANTONI (1910) eine Ausnahme und schließt sich so mehr an *Aleurodes* an. Eine ähnliche Beziehung zwischen dem Weg der Infektion und dem künftigen Eistiel ist sonst nicht bekannt geworden, scheint aber bei den Psylliden vorhanden zu sein, wie ich nach einer Abbildung WITLACZIL's vermuten möchte. Das Ei zeigt hier an der gleichen Stelle einen Kanal, in den ein Strang zieht, der dem schon eingetretenen Pilzkörper anhaftet (die Figur findet sich noch in den Studien I, S. 25).

Als Erklärung der rätselhaften Infektionsvorgänge habe ich 1912 angenommen, daß die Eizelle an bestimmten Stellen und zu bestimmten Zeiten auf die Pilze chemotaktisch wirkende Stoffe produziert. An dieser Hypothese möchte ich noch heute festhalten. Der *Aleurodes*-Fall ermöglicht dann eine zweifache Deutung. Ent-

weder teilt sich die entsprechende Reaktionsweise der Symbionten hier auch der Wirtszelle mit oder diese muß völlig passiv den Gesetzen gehorchen, von denen die Pilze beherrscht werden.

Angesichts der relativ geringen Zahl von Objekten, deren Symbiontenübertragung bisher studiert wurde, ist wohl anzunehmen, daß der hier zum ersten Mal genau beschriebene Typus auch sonst noch vorkommt. Auf eine Parallelerscheinung bei den Pyrosomen habe ich bereits hingewiesen. Die Angaben, die JULIN von der Struktur und Entstehungsweise der Leuchtorgane gemacht hat, überzeugen mich davon, daß die Leuchtzellen pflanzliche Organismen enthalten, an die das Leuchten gebunden ist. Nur so ist es verständlich, daß Zellen mit den gleichen merkwürdigen Einschlüssen vom Follikel aus zwischen die ersten Blastomeren eindringen, in den Embryo einverleibt werden und das neue Leuchtorgan aufbauen. Bezüglich weiterer Einzelheiten verweise ich auf JULIN's schöne Untersuchung und meine kurze Mitteilung. Eine nähere Prüfung des Objektes unter diesem Gesichtspunkt steht noch aus, so daß es verfrüht wäre, Einzelheiten mit dem bei *Aleurodes* Beschriebenen zu vergleichen.

2. Die Mycetocyten während der Embryonalentwicklung.

a) Die bisherigen Kenntnisse von der Entwicklung der Mycetome.

Wir haben gesehen, daß ein *Aleurodes*-Weibchen mit jedem Ei etwa 10 somatische Zellen ablegt, die den symbiontischen Pilzen als Wohnstätte dienen. Daß mit dem Ei somatische Zellen den Organismus verlassen, kommt ja auch sonst mehrfach vor, es handelt sich dabei aber stets um trophische Einrichtungen des Eies, die äußere Beigabe von Dotterzellen, Follikelzellen und ähnliches (Trematoden, Turbellarien, Ascidien). Daß somatische Zellen sich im abgelegten Ei finden, dürfte jedoch hier zum ersten Mal beschrieben werden. Man könnte höchstens noch an die wenigen Fälle denken, in denen degenerierende Zellen sich im Ei nachweisen lassen, deren Derivate die Keimbahn begleiten, wie ich es bei *Sagitta* beobachtete und KÜHN bei *Moina*.

Bevor ich die Schicksale dieser fremden Zellen und der in ihnen enthaltenen Pilze während der Embryonalentwicklung beschreibe, sei kurz bei unseren bisherigen Kenntnissen von der Entwicklungsgeschichte der Mycetome verweilt. Eingehendere Angaben hierüber verdanken wir für die Hemipteren vor allem PIERANTONI (1910, 1913,

1914); sie beziehen sich auf *Pseudococcus citri* RISSO und *Icerya purchasi* MASK. Von Wert sind ferner aber auch die Beobachtungen von Autoren, die die wahre Natur des Organs nicht kannten, so die BALBIANI's für die Wintereier von Aphiden und die von HEYMONS für *Cicada septemdecim*, da wir sie heute leicht umdeuten können. Auch BREEST macht einige Angaben über die Symbionten während der Entwicklung von viviparen Cocciden (1914), bei denen die Verhältnisse denen der oviparen Formen völlig gleichen. Dies gilt nicht für die viviparen Aphiden, bei denen allein, soweit bisher bekannt, unter den Hemipteren erst die Embryonen und zwar am Ende der Blastodermbildung infiziert werden. Von diesem letzteren Fall möchte ich hier absehen, seine Einzelheiten sind zudem noch nicht ganz aufgeklärt, obwohl schon eine ganze Reihe von Autoren sich mit dem merkwürdigen Vorgang befaßten.[1]) Bei *Pseudococcus citri* RISSO dringen die Pilze, in merkwürdige, nur hier beobachtete Nester vereinigt, am vorderen Pol in das Ei ein. Beginnt die Furchung, so findet sich hier im Dotter eine von einer Membran zusammengehaltene rundliche Masse. Steigen die Furchungskerne zur Eioberfläche auf, so legen sich einige von denen, die in diese Richtung wandern, dem Pilzkörper an, drängen sich zwischen die Pilznester ein und nehmen diese in ihr Plasma auf. Während sich am entgegengesetzten Pol der Keimstreif bildet, rückt das embryonale Mycetom ein wenig tiefer in den Dotter ein, bleibt aber dann hier liegen, während der Keimstreif unter Bildung des Amnions ihm immer mehr entgegenwächst. Lediglich ist eine Volumenzunahme zu beobachten, die auf eine Vermehrung der Pilze und der von ihnen bewohnten Zellen zurückzuführen ist. Schließlich erreicht der Keimstreif das Pilzorgan und biegt dicht vor ihm wieder nach hinten um. Erst die Umrollung des Embryos bringt dasselbe in seine definitive Lage. Seiner Bewegung folgend, rutscht es an das hintere Ende des Eies, wobei es stets Schritt hält mit der entsprechenden abdominalen Region des Keimes, der es vor der Umrollung anlag. Es bleibt nun für immer dicht über den Bauchganglien zwischen dem Fettgewebe liegen. Erst auf späten Stadien hat es einen geschlossenen pilzfreien epithelialen Überzug erhalten, über dessen Herkunft PIERANTONI nichts genaues mitteilt, der aber sicher mesodermaler Natur ist.

---

[1]) In meinen Studien I ist mir hier leider die Untersuchung TANNREUTHER's (1907) entgangen. Gleichzeitig mit ihnen erschien eine Arbeit HIRSCHLER's, der sich ebenfalls mit der Frage befaßt. Ich gedenke die Infektion des viviparen Aphidenembryos demnächst im Rahmen dieser Studien darzustellen.



Auch Breest hat Cocciden untersucht, bei denen am vorderen Eipol infiziert wird (1914). *Aspidiotus hederae* (o v i p a r) zeigt sichtlich sehr primitive Verhältnisse. Im Gegensatz zu *Pseudococcus citri* sind hier die verstreut in der vorderen Gegend des Eies liegenden Pilze noch nach Ausbildung eines geschlossenen Blastoderms nackt zu finden. Sie vermehren sich aber auch lebhaft, wobei traubige Knospungsverbände entstehen, und zerstreuen sich im Dotter. Die Zeit der Aufnahme von embryonalen Zellen ist nicht streng festgelegt, es zieht sich dieser Vorgang während einer recht beträchtlichen Periode der Entwicklung hin. Dies hängt sicherlich damit zusammen, daß hier noch kein geschlossenes Pilzorgan entwickelt wird, sondern die Pilze sich diffus im Fettgewebe zerstreut finden. Aus den Bildern, die Breest gibt, scheint hervorzugehen, daß sie teils schon vor Anlage der Extremitäten von Zellen aufgenommen wurden, die dann nur Dotterzellen darstellen können, teils nach der Umrollung noch nackt in den Resten des Dotters liegen und wohl erst in embryonale Fettzellen eingehen.

Bei einer viviparen *Lecanium*-Art lagen die Dinge anders. Hier zerstreuen sich die Pilze nicht im Dotter, sondern bilden eine Gruppe, die in der Gegend der Infektion dicht unter das Blastoderm zu liegen kommt. Zellen, die aller Wahrscheinlichkeit nach Dotterzellen darstellen, treten zwischen sie ein und nehmen sie auf. Wenn das Caudalende des Keimstreifs sich in diese Region erstreckt, füllt das embryonale Pilzorgan stark abgeflacht den Raum zwischen diesem und der Serosa völlig aus. Bei der Umrollung bleibt es ganz wie bei *Pseudococcus* an der gleichen Stelle des Keimstreifes und kommt so in die hintere, dorsale Partie des Tieres. Merkwürdig ist nur, daß das erwachsene Tier kein geschlossenes Pilzorgan besitzt, höchstens Ansätze dazu kann man darin erkennen, daß besondere Partien des Fettgewebes bevorzugt sind und daß sich pilzreiche und pilzfreie Zellen recht unvermittelt gegenüberstehen.

Vergleicht man die drei Fälle, so stellen sie eine interessante Reihe dar. *Aspidiotus* stellt den einfachsten, einer parasitären Überschwemmung am nächsten stehenden Zustand dar; *Pseudococcus* das andere Extrem, bei dem es zu einer Organentwicklung kommt, die bei anderen Objekten (Cicaden) sich allerdings noch viel komplizierter gestalten kann; die *Lecanium*-Art aber zeigt, wie letzteres aus ersterem hervorgehen kann; denn die Pilze haben in dem fremden Medium offenbar zumeist eine Tentenz, beisammenzubleiben, die hier aber später doch überwunden wird.

Die sonst hinsichtlich ihrer Entwicklung untersuchten Tiere be-

sitzen Eier, die am hinteren Eipol infiziert werden.[1]) Genau kennen wir hier vor allem die Dinge, wie sie bei *Icerya purchasi* Mask liegen (Pierantoni 1914). Bezüglich *Cicada septemdecim* sind wir durch Heymons gut unterrichtet, dem die Bedeutung des beschriebenen Gebildes allerdings noch unbekannt war; für die Wintereier der Aphiden können wir den alten Untersuchungen Balbiani's einiges entnehmen. Betrachten wir die Dinge bei *Icerya* etwas genauer, da wir mit ihnen in der Folge vor allem unsere Beobachtungen um *Aleurodes* zu vergleichen haben.

Bei der Blastodermbildung geraten wieder einige Furchungskerne in die Pilzansammlung, die hier dicht unter der Eioberfläche sich flächenhaft ausbreitet und durchdringen sie mit ihrem Plasmaanteil. Die Lücke, die so vorübergehend im Blastoderm vorhanden ist, wird alsbald geschlossen, indem die benachbarten Zellen sich mittels tangential zur Oberfläche stehenden Mitosen teilen und so die Pilzmasse nach innen abdrängen. Schon zu dieser Zeit liegen zu deren beiden Seiten einige besonders große Zellen — die Urgeschlechtszellen. Zellgrenzen sind im Pilzorgan zunächst nicht zu erkennen, die Kerne vermehren sich nur sehr langsam und bewahren deshalb lange ganz das Aussehen von Dotterkernen. Bildet sich nun die erste Anlage der Keimscheibe, so fällt die Pilzmasse nahezu in ihr Zentrum, und da gerade hier nun die Invagination vor sich geht, wird sie notwendig von den einwuchernden Zellmassen nach innen gedrängt. Sie weicht diesem Druck nicht etwa seitlich aus, sondern läßt sich bis nahezu an den entgegengesetzten Eipol schieben. Erst wenn hier die Spitze des Keimstreifes sich S-förmig biegt, verläßt sie diese und kommt so etwas kopfwärts von seinem caudalen Ende zu liegen, ihm ebenso dicht anliegend wie das jetzt aufgetretene „untere Blatt", dessen Zellen es alsbald rund umgeben, und so eine epitheliale Hülle bilden, die auch das fertige Organ beibehält. Die wenigzelligen Anlagen der Gonaden haben diese Wanderung mitgemacht. Während der Ausbildung der Extremitäten verändert das Pilzorgan seine Lage, die nun völlig der bei *Pseudococcus* entspricht nicht. Auch während der Umrollung gleichen sich die Organe, indem das ganze Mycetom bei *Icerya* ebenfalls seine relative Lage zum Keimstreif bewahrend, an den ehemaligen hinteren Eipol gleitet. Auf einem mittleren Stadium der sehr schnell ablaufenden Umrollung liegt es infolgedessen beidemal

[1]) Ich beschränke mich hier auf die Hemipteren.



in dem Winkel zwischen dem nach vorn wandernden Kopfteil und dem nach hinten ziehenden Schwanzteil.

Vergleichen wir den Einfluß der Infektionsstelle auf die Embryonalentwicklung des Pilzorganes, so ergibt sich also, daß diese nach vollendeter Invagination bei beiden Infektionsweisen sich gleicht, vorher aber bei Infektion am Nährzellpol die Pilze am Ort bleiben, bei solcher am hinteren Pol vom Keimstreif erst dorthin geschoben werden. Als die Pilze beherbergende Zellen kommen beide Male Blastodermzellen, bzw. Dotterzellen in Betracht.

Daß es sich dabei um sehr verbreitete Regeln handelt, erkennen wir aus Heymons' Angaben über *Cicada septemdecim.* Während die bisher geschilderten Befunde erst nach meinen Studien I veröffentlicht wurden, konnte ich über sie schon 1912 berichten, weshalb hier nur kurz erwähnt sei, daß auch hier die Pilzansammlung mit dem einwachsenden Keimstreif vom hinteren Pole des Eies nach dem vorderen trasportiert wird und bei der Umrollung wieder aus dem Dotter herausgezogen wird. Während der Blastodermbildung legen sich einige Dotterzellen als platte Hülle der Masse an. Wenn diese sich später in zwei Teile zerschnürt, wandern Zellen aus der Fettkörperanlage zwischen die Pilze ein, während andere auf ihrer Oberfläche bleiben.

Aus Balbiani's Untersuchungen endlich läßt sich wiederum wenigstens das eine mit Sicherheit entnehmen, daß der hier ebenfalls am hinteren Pol liegende Pilzkörper durch den Keimstreif nach vorne geschoben wird, und Flögel's (1904—1905) Abbildungen lassen dies dahin ergänzen, daß noch vor der Umrollung an Stelle der Pilzkugel einzelne Mycetocyten treten, die dorsal von der Abdominalregion liegen und, wenn der Mitteldarm sich anlegt, in eine dorsal und ventral von ihm gelegene Gruppe gesondert werden, fragmentarische Angaben über Verhältnisse, die eines eingehenderen Studiums bedürften.

Sehen wir nun, wie sich *Aleurodes* zu den bisher geprüften Objekten verhält.

b) Die Entwicklung des Mycetoms bei *Aleurodes.*

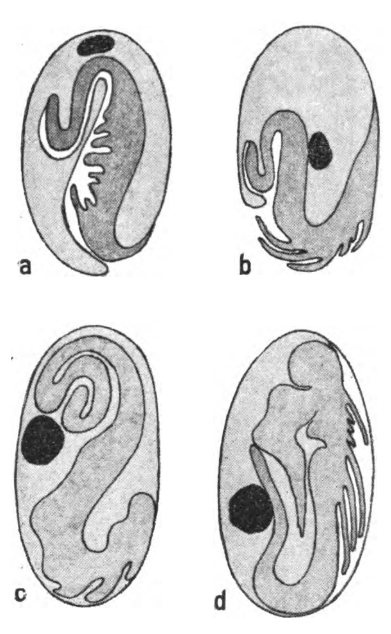
Während der Entstehung der Furchungskerne bleiben die eingedrungenen Mycetocyten völlig unverändert. Wenn die wenigen großen Kerne, denen nur sehr spärliches, dotterfreies Plasma zugeteilt ist, an die Oberfläche aufsteigen, bleibt der von den Pilzzellen

eingenommene Teil notwendigerweise frei von ihnen. Vermehren sich die Kerne des Blastoderms nun durch Teilung, so rücken sie bald auch dicht an die mütterlichen Zellen heran und lassen nur die Strecke der Oberfläche frei, der diese unmittelbar anliegen. Die hintere Grenze des Blastoderms zieht also etwa im Äquator der Infektionskugel um diese (Taf. 5 Fig. 1). Vor der Invagination verdickt sich das Blastoderm einseitig an der hinteren Region des Eies; zunächst den Pilzen erfolgt die Einstülpung. Durch diese werden die Mycetocyten mit in Bewegung gesetzt und verharren nun bei fortschreitender Invagination stets an der Spitze des Blindsackes. Die Verhältnisse liegen also zunächst insofern anders als bei *Icerya* (Pierantoni), als dort frühzeitig die Pilzmasse von der Eioberfläche durch das sich bildende Blastoderm abgedrängt wird und dann nahezu genau an ihrem ehemaligen Platz die Einstülpung vor sich geht. Trotzdem diese bei *Aleurodes* mehr seitlich beginnt, wird sie aber in beiden Fällen in Bewegung gesetzt und findet sich dann an ihrem vorderen Ende (Taf. 5 Fig. 2). Das Amnion ist anfangs ebenso dick wie der Keimstreif, die spärlich entwickelte Serosa überzieht nun auch das hinterste Ende des Eies.

Ist der Keimstreifen nahezu vorn im Ei angelangt, so zeigt sich bei *Aleurodes* wieder ein etwas anderes Verhalten, wie bei *Icerya*. Wie immer bei den Hemipteren, krümmt sich der Keimstreif S-förmig um. Bei *Icerya* gleitet die Pilzmasse vor der Umkrümmung auf die Ventralseite des Keimes und nimmt, wenn dieser seine größte Längenausdehnung gewonnen hat, den beschränkten Raum zwischen dem vorderen Eipol und der Abdominalregion des Embryos ein, bei *Aleurodes* wandert sie auf die entgegengesetzte Seite, also dicht an das Amnion, das nun sehr dünn geworden ist, und bleibt zunächst mit dem Ende des umgebogenen Keimstreifens in Verbindung, liegt also wesentlich weiter hinten im Ei. Aus dem Schema der Textfig. 1 geht die Differenz am deutlichsten hervor (Taf. 5 Fig. 3). Der Kontakt mit dem Ende des Keimstreifens wird bei seiner nochmaligen Umknickung, die Hand in Hand mit der Entwicklung der Schwanzregion durchgeführt wird, aufgegeben (Taf. 5 Fig. 4). Zu dieser Zeit sind die Extremitäten und Mundgliedmaßen schon weit entwickelt. Der Kopfteil bleibt großenteils dicht unter der Eioberfläche, das Amnion ist dem Keim meist so dicht angepreßt und so spärlich entwickelt, daß es oft kaum aufzufinden ist, von einer Amnionhöhle kann man tatsächlich kaum reden.

Wird der Embryo nun umgerollt, so ergeben sich aus der verschiedenen Lagebeziehung des Pilzkörpers notwendig Unterschiede

zwischen *Aleurodes* und *Icerya.* Wir haben gesehen, daß dort das junge Mycetom seine relative Lage zum Embryo stets bewahrte und so von vorn nach hinten wanderte. Das Pilzorgan von *Aleurodes* aber liegt so, daß es bei der Umrollung an Ort und Stelle bleiben muß, wenn es auf die Dorsalseite des umgerollten Tieres gelangen soll. Tatsächlich ist dies auch der Fall und der Abdominal- und Caudalteil des Embryos gleitet einwärts an ihm vorbei. Das Ergebnis aber ist in beiden Fällen das gleiche, ein im Hinterleib dorsal gelegenes Organ. Ein wenig rutscht es allerdings auch bei *Aleurodes* während der Umrollungsperiode nach hinten, die auch bei meinem Objekt sehr schnell abläuft. Bezüglich der vorübergehend verschiedenen Lagebeziehungen siehe das Schema Textfig. 1 (a, b *Icerya*, c, d *Aleurodes*).



Textfig. 1.

Die uns vor allem interessierenden Vorgänge in und an den Pilzzellen haben wir bisher übergangen. Hier sind ja die wichtigeren Unterschiede zwischen beiden Tieren zu erwarten. Bei *Icerya* und den meisten anderen Objekten nehmen sehr frühe Dotterzellen die Pilze in sich auf, die so den Funktionen der Dotterresorption entzogen werden und der Degeneration entgehen. (Die Verhältnisse bei *Aspidiotus*, die Breest geschildert hat, scheinen mir noch nicht genügend geklärt zu sein, denn man kann doch nicht gut annehmen, daß das infizierte Fettgewebe zweierlei Herkunft besitzt. Das gleiche gilt für *Cicada septemdecim*, von der Heymons beschreibt, daß sich erst eine Hülle von Dotterzellen um den Pilzhaufen legt und später mesodermale Elemente in diesen eindringen.) Während der Verlagerung durch den Keimstreif ist das Mycetom also in der Hauptsache entwickelt, eine mesodermale pilzfreie Hülle wird unter Umständen erst später gebildet. Bei *Aleurodes* aber bleiben die mütterlichen Zellen während des allergrößten Teiles der Entwicklung erhalten. Wir finden die Kerne in der üblichen Zahl und mit normalen Chromatinstrukturen noch während der Krümmung des Keimstreifens und der Anlage der Extremitäten.

Fig. 5 auf Taf. 5 zeigt die Pilzzellen eines Stadiums entsprechend dem der Figur 3. Man erkennt die Zellgrenzen, die einzelnen Pilze sind sehr scharf umschrieben, die Kerne erscheinen hier etwas kleiner als gewöhnlich, was aber nur durch die Schnittführung bedingt ist. Das spärliche Plasma ist von feinen Körnchen durchsetzt, die mit den Pigmentgranulis identisch sein dürften, denn die lebhafte Färbung dieser Zellen ist an lebenden und ungefärbten Embryonen ohne weiteres zu erkennen; äußerlich liegen dem kugeligen Gebilde nun eine Anzahl großer, stark abgeplatteter Kerne auf. Sie treten zu dieser Zeit zum erstenmal in größerer Zahl auf. Über ihre Herkunft sicher zu entscheiden, ist nicht ganz leicht. Der eine oder andere Dotterkern findet sich schon zur Zeit der Blastodermbildung an der Oberfläche der Pilzzellen (Fig. 1 Taf. 5). Aber ich habe nicht den Eindruck bekommen, daß diese sich etwa hier lebhafter vermehren und alle jene Hüllzellen liefern. Vielmehr möchte ich die Zellen des sog. unteren Blattes, das während der Invagination aufgetreten ist (Fig. 3 Taf. 5, zeigt es sehr schön), als Ausgangsmaterial ansehen; insbesondere am Ende des Keimstreifens kommt das untere Blatt ja in unmittelbare Berührung mit den Mycetocyten. In Fig. 5 (Taf. 5) ist links sein Ende noch dargestellt, rechts unten grenzen die Pilzzellen an die Zellen des Amnions. Diese Hüllzellen vermehren sich, ob durch Teilung oder Zuwanderung vermag ich nicht zu sagen, da ich nie Mitosen gefunden habe. Auf dem nächsten abgebildeten Stadium, kurz nach der Umrollung, finde ich im ganzen schon ungefähr 12 solche Zellen. Vor allem aber gehen in den Mycetocyten zu dieser Zeit wichtige Veränderungen vor sich. Kurz vor, während und kurz nach der Umrollung — der Zeitpunkt ist einigen Schwankungen unterworfen — schwinden die Zellgrenzen zwischen ihnen und in dem Syncytium differenziert sich eine plasmareiche pilzfreie Mittelzone von einer pilzhaltigen Rinde. Die Kerne aber liegen an der Grenze beider Gebiete, stecken jedoch zumeist noch fast ganz in der Randzone. Sie behalten also zunächst noch ihre ursprüngliche Lage ungefähr bei. Das zentrale Plasma macht den Eindruck der Degeneration, es ist meist sehr stark färbbar und schließt dichtere, rundliche Ansammlungen in sich (Taf. 5 Fig. 6). Zum Teil sehen diese sehr kernähnlich aus und es ist nicht ausgeschlossen, daß einige von ihnen wirklich Kernteile darstellen. Denn schon vor der Sonderung in die beiden Zonen fand ich hier und da Bilder, die ich als Abschnürungsvorgänge am Kern ansehen möchte. Vielfach sind diese unter dem Druck der Pilze sternförmig geworden (Fig. 4) und an solchen Zipfeln hängen dann manchmal kleine An-

schwellungen des Kerns, die abgestoßen zu werden scheinen. In Fig. 5 würde dann so eine kleine Knospe sich frei zwischen den Pilzen finden.

Der Schnitt Fig. 5 ist ein sagittaler, der der Fig. 6 und das nächste Stadium (Fig. 7) zeigen das Organ flächenhaft getroffen. Letzteres ist für die Folge entscheidend. Zu dieser Zeit ist die Umrollung stets schon vollendet. Das Organ wächst jetzt in die Breite und zeigt in der Mitte eine Furche, die durch die Lage des nun schon entwickelten Darmes und der Vasa Malpighi bedingt ist. Die Kerne des mütterlichen Pilzorganes liegen jetzt völlig im zentralen Plasma, die Hüllzellen aber haben an Zahl bedeutend zugenommen und liegen teils noch wie bisher oberflächlich, teils dringen sie zwischen die Pilze ein; wenn auch der Plasmaanteil der Zellen nicht abzugrenzen ist, so kann man dies deutlich an der Form und Lage der Kerne erkennen. Manche werden durch die Pilze, zwischen die sie sich drängen, in alle möglichen Formen gezwungen. Sie sind im Begriff diese in ihr Plasma aufzunehmen.

Nicht nur die Lage der Kerne gestattet, die beiden Typen derselben, die dem Embryo eigenen und die mütterlichen, auseinanderzuhalten, sondern auch ihre Gestalt und Struktur. Die zentralen Kerne runden sich, seit sie dem Drucke der Pilze entzogen wurden, immer mehr ab, bis sie schön rund geworden sind, und sind reich an Chromatin, das sehr regelmäßig in kleinen Schollen in ihnen verteilt ist, ohne Neigung zu einer Balkenbildung zu zeigen. Die Kerne erscheinen daher getüpfelt. Die peripheren Kerne sind, wie schon erwähnt, amöboid gestaltet, ihr Chromatin pflegt das Eisenhämatoxylin weniger festzuhalten, die einzelnen Chromatinansammlungen sind unregelmäßiger und neigen mehr dazu, ineinander überzugehen. Unmittelbar anschließende Studien der Mycetomentwicklung zeigen nun eine wechselnd weit fortgeschrittene Abgrenzung der einzelnen neuen Mycetocyten. Fig. 8, 9, 10 der Taf. 5 schließen sich hier an. Die beiden ersteren stellen wieder flächenhafte Schnitte durch das Organ dar und zeigen deutlich seine mediane Einschnürung. Der Boden der diese bedingenden Furche ist stellenweise frei von Pilzen und läßt das zentrale mütterliche Plasma zutage treten. Fig. 10 aber ist einem Sagittalschnitt entnommen, zeigt das Organ also quer getroffen. Seitlich sind nun die Mycetocyten stets deutlich voneinander durch Membranen geschieden, tief zwischen ihnen einschneidende Kerben kommen noch hinzu. Ihre Kerne liegen nun vielfach schon etwas von der Oberfläche abgerückt zwischen den Pilzen. Die Bildung der Zellmembranen gegen-

über dem zentralen Syncytium schleppt gerne nach. War sie in Fig. 8 schon völlig durchgeführt, so sind die Zellen in Fig. 9 u. 10 noch fast alle nach innen zu offen, ja ihre Kerne grenzen unmittelbar an das Innenplasma und haben hier die trennenden Pilze zur Seite gedrängt. Solche Bilder haben mich anfangs verführt, ein Eindringen der Kerne vom Syncytium hier anzunehmen, eine Vermutung, die aber angesichts vermittelnder Stadien, wie Fig. 7, und der Tatsache, daß sich stets im Zentrum die gleiche, notwendig anzunehmende Kernzahl (9—10) fand, alsbald hinfällig wurde. Ältere Stadien aber zeigen die Mycetocyten immer recht wohl begrenzt.

Für die Genese des neuen Pilzorganes haben wir damit das entscheidende Stadium erreicht. Wir sahen, daß die Pilze sich ihrer alten Zellen entledigten und von neuen, ringsum eindringenden mesodermalen Elementen aufgenommen wurden. Noch bleibt uns aber das weitere Schicksal der alten mütterlichen Zellen aufzudecken. Sie haben ein Syncytium gebildet, das die neuen Pilzzellen wie eine Rinde umgeben. Die erwähnten, stark färbbaren Einschlüsse finden sich insbesondere auf früheren Stadien, allmählich erhält das Plasma wieder ein normaleres Aussehen, es wird heller und entbehrt unter Umständen jegliche degenerative Merkmale (Fig. 9). In anderen Tieren erhalten sich aber lange Zeit die kleinen, kernähnlichen Gebilde (Fig. 10) und sehr häufig tritt noch eine weitere Einlagerung hinzu, merkwürdige bakterien- oder mitochondrienähnliche Stäbchen die das Plasma nach allen Seiten in Menge durchziehen können (Fig. 10). Diese findet man schon kurz vor und während der Sonderung eines pilzfreien Plasmas, also unter Umständen auch schon überall zwischen den Pilzen. Nie aber bleiben hier welche zurück.

Stellt sich so die Struktur des Plasmas schon sehr wechselnd dar, so findet man auch Abweichungen im Verhalten der zentralen Kerne. Ihre Größe schwankt, eher werden sie während der fraglichen Periode größer als kleiner, oft übertreffen sie neue Mycetocytenkerne an Umfang (Fig. 9). Während wir eine Vermehrung der eingedrungenen Kerne, wenn auch in bescheidenem Grade, schon zu dieser Zeit annehmen müssen, fehlt normalerweise diesen die Fähigkeit der Teilung. Manchmal aber liegen an Stelle der 10 Kerne eine beträchtlich größere Zahl, so enthält das Mycetom der Fig. 11 in einem Schnitt allein 14. Diese sind auffallend klein, wenn man sie mit den vorangehend abgebildeten vergleicht (Fig. 9, 10) und wir dürfen mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen, daß sie durch einen amitotischen Prozeß aus den alten infizierenden Kernen hervor-

gegangen sind. Aber diese Vermehrung darf nicht als ein in aufsteigender Linie sich bewegender Prozeß angesehen werden, sondern ebenso wie die ganze Variabilität im Verhalten des Syncytiums als Kennzeichen degenerativer Natur. Amitotische Vermehrung degenerativer Kerne ist ja nichts seltenes.

Durchmustert man die Schnitte älterer Larven genauer, so offenbart sich der weitere Verlauf dieser Degeneration. Um ein Weniges weiter entwickelte Tiere besitzen ein ganz einheitliches Mycetom, das sich ausschließlich aus Mycetocyten zusammensetzt. Das Syncytium muß also von diesen restlos resorbiert werden oder vorher ausgestoßen worden sein. Das letztere ist tatsächlich der Fall. Fig. 12 der Taf. 2 veranschaulicht diesen interessanten Vorgang sehr gut. Der sagittale Schnitt geht gerade durch die beschriebene Rinne, die durch das Darmrohr bedingt ist (sein ventrales Epithel ist hier noch mit abgebildet worden) und von der wir schon mitteilten, daß auf ihrem Grund meist das Syncytium mit dem umgebenden jugendlichen Fettgewebe, dem noch vorhandenen Dotterresten und den Dotterzellen in unmittelbarer Verbindung steht. In diesem Bereich drängen sich nun die Kerne aus dem Mycetom heraus. Die übrigen Schnitte durch das Organ führen nur noch vereinzelte Kerne und wenig zentrales Plasma. Damit aber gelangen sie in eine Umgebung, in der zu dieser Zeit an sich schon Dotter und degenerierende Dotterzellen resorbiert werden und deren Schicksal teilen nun auch die ehemaligen mütterlichen Mycetocyten. Schon auf Fig. 12 degeneriert sichtlich der am meisten links gelegene Kern, andere Degenerationsbilder, die einem anderen Tier entnommen sind und alle dicht um das Mycetom sich fanden, habe ich in Fig. 14 (a—d) abgebildet. Teils schwellen die Kerne noch stark an, teils schrumpfen sie zusammen, auch zu dieser Zeit scheinen sie sich gelegentlich noch zu zerschnüren (Fig. 14a).[1]) Manchmal ist es natürlich nun nicht mehr möglich, die zugrundegehenden Mycetocyten von ebensolchen Dotterzellen zu unterscheiden, aber daß sie zu dieser Zeit ihren Untergang finden, kann nicht bezweifelt werden. Die schon früher beobachteten Anzeigen deuteten auch schon darauf hin.

Der Ort des Austretens der alten Kerne ist aber nicht stets der gleiche, ich sah sie auch gleichzeitig an verschiedenen Stellen, auch nach der Bauchseite zu das junge Pilzorgan verlassen. Wie sich

---

[1]) In diesem Falle fanden sich im Mycetom nur noch zwei Kerne, die ebenfalls im Begriffe waren, herauszutreten.



ein solcher Kern zwischen den Pilzen hinauszwängt und dabei bisquitförmig einschnürt, ist auf Fig. 13 zu sehen. Die den Kernen zugehörige Plasmamasse verläßt gleichzeitig das Mycetom, ihr Verhalten ist aber weniger leicht zu erkennen wie das der geformten Kerne. Die im Füllgewebe der Larve sich findenden Degenerationsstadien besitzen nur wenig Plasma.

Manchmal zeigen die alten Mycetocyten eine etwas größere Widerstandsfähigkeit in dem jungen Organismus. Ich habe einige Male gefunden, daß die Konzentration der Kerne und die Bildung des zentralen Plasmas noch nicht eingetreten war, obwohl der Embryo schon nahe am Ausschlüpfen war, d. h. in einem Alter, indem sonst schon die Ausstoßung der degenerierenden Kerne vor sich geht. Die Ersatzzellen haben sich aber auch hier um die Pilze versammelt, ziemlich stark vermehrt und, offenbar infolge der eingetretenen Hemmung, den Charakter eines Plattenepithels angenommen. Daß auch solche Zustände noch zu einem normalen Ende führen, lehrten mich andere Bilder, die in gleich alten Tieren den Beginn der Sonderung in Pilze und Syncytium boten.

Bevor wir die weiteren Formveränderungen des Mycetoms, die weniger Interesse bieten, noch kurz betrachten, sei nochmals ein Blick auf das eben Beobachtete geworfen. Der Vorgang steht ganz vereinzelt im entwicklungsgeschichtlichen Geschehen da. 9—10 *mütterliche Zellen fanden sich in jedem abgelegten Ei und machten den wichtigsten Teil der Embryonalentwicklung in völlig gesundem Zustand inmitten des neuen Mediums mit, ihre alte Funktion, die symbiontischen Pilze zu beherbergen, beibehaltend.* Schließlich *verfallen sie der Degeneration, entledigen sich ihrer Bewohner und diese werden von jugendfrischen Zellen übernommen.* Ob diese wenigen Zellen dadurch ihr Leben um eine Weile länger fristen als die übrigen Somazellen des Muttertieres, kann ich nicht sagen, da ich weder über die Lebensdauer der Imago nach der Eiablage, die jedenfalls recht kurz ist, noch über das Tempo der Entwicklung Beobachtungen gemacht habe.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß bei Insekten, die ein stark abgekürztes Imaginalleben besitzen und bei denen der Tod rasch nach der spontanen Ablage der beträchtlichen Eiermasse erfolgt, keineswegs die einzelnen Gewebe in gleichem Maße gealtert und erschöpft sind, sondern eine im Nervensystem einsetzende Degeneration den Tod der übrigen Zellen im Gefolge hat, womit die Möglichkeit, deren Leben durch rechtzeitige Transplantation zu ver-

längern, gegeben ist. In dem vorliegenden Falle macht die Natur selbst ein so feines Experiment einer Transplantation von Gewebszellen eines alten Organismus in ein von giftigen Stoffwechselprodukten freies Medium, wie es die Kunst des Experimentators nie zustande bringen wird und nach allem, was wir auf dem Gebiet der Explantation kennen gelernt haben, ist eine damit verbundene Verlängerung der Lebensfähigkeit nicht ausgeschlossen. Lang aber ist sie in dem vorliegenden Fall keineswegs. Es könnte sich im besten Fall um einige Tage handeln. Jedenfalls ist es vom zellphysiologischen Standpunkt aus nicht ohne Interesse gewesen, den Sachverhalt zu klären. Die Transplantation in ein frisches Medium vermag die Mycetocyten nicht vor dem Untergang zu bewahren, höchstens ihn etwas hinausschieben.

Über das weitere Schicksal der Mycetome habe ich schon früher (1912) für eine auf der Unterseite von Ahornblättern lebende Art (nicht *Aleurodes aceris*) einige Angaben gemacht. Das Organ ist in allen Fällen zunächst unpaar; es streckt sich frühzeitig in die Quere und beginnt sich in der Mitte einzuschnüren. In der Folge kommt es in der ausgeschlüpften Larve fast bei allen Arten zu einer Trennung in zwei Mycetome, die gesondert noch weiterwachsen. Einen Schnitt durch ein spätes Stadium der Trennung habe ich von *Aleurodes proletella* in Fig. 15 Taf. 5 wiedergegeben. Zu dieser Zeit haben sich die Mycetocyten schon reichlich auf mitotischem Wege vermehrt. Die Abbildung zeigt auch wie die Pilzorgane von den dorsoventral ziehenden Muskelbündeln jederseits mehrfach durchbohrt werden. Mit dem weiteren Wachstum werden noch mehr solche von den Mycetocyten umwachsen. Ferner sind aus ihr die Lagebeziehungen der übrigen Organe zu entnehmen. Zwei Abschnitte (links) gehören den Malpighi'schen Gefäßen an, einer dem Darm, caudalwärts vom Mycetom liegt je eine Gonade, deren Endfaden nicht getroffen ist, da er dorsal über die Pilzorgane hinzieht. Dazwischen sind einige junge Fettzellen eingesprengt; der Dotter ist ganz geschwunden.

Bei der erwähnten *Aleurodes*-Art habe ich dann gefunden, daß die Mycetome in den Puppen bei beiden Geschlechtern ein gutes Stück weiter nach hinten verlagert werden und innigere Beziehungen zu den Geschlechtsorganen eingehen. Im Weibchen lockern sich die Mycetocyten und umhüllen die einzelnen Anlagen der Eiröhren; wachsen diese aus, so liegen sie nun durcheinander mit einzelnen Fettzellen überall zwischen ihnen, so daß man nicht mehr gut von einem Mycetom im engen Sinne des Wortes sprechen kann, ein Zu-

stand, wie er uns auch als Ausgangspunkt für die Infektion bei *Aleurodes proletella* begegnete. Daß die Mycetocyten sich so verhalten, ist angesichts der Notwendigkeit der künftigen Infektion wohl begreiflich. Unerklärlich aber bleibt, daß eine ähnliche Verlagerung auch im männlichen Tier die Pilze in die engste Nachbarschaft der Hodenzellen bringt. Ich habe von der gleichen Form beschrieben, wie sie den kleinen Hoden völlig umhüllen und nur vom Vas deferens durchbohrt werden. Entsprechende Beobachtungen von *Aleurodes proletella* fehlen mir, aber bei der *Aleurodes*-Art, die ich hier überall auf den Buchen finde, habe Analoges gesehen.

Hier findet sich zunächst zwischen den beiden schon Spermien enthaltenden Hoden ein noch unpaares Mycetom. Mit dem weiteren Wachstum entfernen sich die beiden Hoden mehr voneinander und entsprechend streckt sich das Mycetom, das nun schon die Geschlechtsdrüsen an einem kleinen Abschnitt berührt. Bei einer Puppe, die schon große Flügelanlagen besaß, aber fand ich, daß das Mycetom die Hoden napfförmig von der Innenseite umfaßte, die Außenseite, der hier das Vas deferens ansitzt, freilassend, und daß beide Teile des Organs noch durch eine lange schmale Brücke miteinander in Verbindung standen. Hier ist also die Neigung, ein paariges Organ zu bilden, nur angedeutet. Im weiblichen Geschlecht konstatierte ich, daß das jugendliche Mycetom sich, bevor es sich mit dem Ovar vereinigt, bereits zweigeteilt ist, später aber wieder in breiter Fläche verschmilzt und, wenn schon kleine Eiröhren vorhanden sind, wenigstens durch eine schmale Brücke in Zusammenhang steht.

Bei *Aleurodes proletella* aber habe ich die Mycetome später stets paarig vorgefunden, ebenso bei *Aleurodes hederae* und der Form, die sich auf dem Haselnußstrauch findet. Das ist jedenfalls für die Gruppe die Regel, aber die Verhältnisse sind im allgemeinen sehr variabel.

Hier ist auch der Ort, von ebenfalls nicht sehr seltenen aber ausgesprochen pathologischen Varianten zu sprechen. Ist schon im normalen Tiere die Gestalt des Mycetoms bei den Aleurodiden so wechselnd, wie ich es sonst nirgends angetroffen, so fehlt jede Gesetzmäßigkeit in kranken Tieren. Unter Umständen trifft man im ganzen auffallend dunkle, orangefarbene *Aleurodes proletella*-Larven; nach meinen Beobachtungen treten sie im Spätherbst vielleicht vor allem auf. Untersucht man sie genauer, so ergibt sich, daß sie abnorm gestaltete Mycetome besitzen und daß der orangefarbene Stoff, der sich sonst ausschließlich in den Mycetomen findet, den übrigen Körper mehr oder weniger stark überschwemmt hat.

Beide Teile des Mycetoms können, wenn die Abänderung eine geringe ist, gesondert bleiben und sich unregelmäßig vergrößern; gerne aber vereinigen sie sich, werden mehr an die Geschlechtsöffnung nach hinten gedrängt und wachsen von hier im Bogen beiderseits nahe am Körperrande oft sehr weit nach vorn. Bei solchen Tieren ist dann die mittlere Region des Tieres besonders stark gewölbt und der Gesamtorganismus sichtlich weitgehend gestört. Ungewöhnlich gestaltete Mycetome habe ich auch bei *Aleurodes fagi* angetroffen und bei der schon früher behandelten Bewohnerin des Ahorns. Ein krankes Individium dieser Art bildete ich Taf. 4 Fig. 12 ab; hier hat sich das Mycetom in zahlreiche, zum Teil sehr kleine Zellgruppen aufgelöst, die in zwei Bögen geordnet bis in die Thorakalregion vordringen.

Schneidet man solche Tiere, so findet man, daß das Pigment der Mycetocyten an drei weiteren Stellen abgelagert wurde, im Nervensystem, in dem oberflächlichen Epithel des Körpers, und längs der Tracheën, daß aber das Fettgewebe, die Vasa Malpighi und der Darm frei davon bleiben. Die Fig. 8—11 auf Taf. 4 illustrieren dieses merkwürdige Verhalten. Fig. 8 gibt ein Stück des Mycetoms eines solchen kranken *Aleurodes proletella* wieder. Es ist ebenfalls ungewöhnlich reich pigmentiert; eine wenig pigmentierte Mycetocyte stellt zum Vergleich die Fig. 10 dar. Die dem Mycetom anliegende Fettzelle aber zeigt keine Spur von den charakteristischen Einschlüssen. Fig. 9 ist dem Epithel des Tieres entnommen, das oft nur schwach gefärbt ist, Fig. 11 zeigt ein kleines Stück einer Trachee. Infolge der eigentümlichen Affinität zu den letzteren erscheinen diese vielfach als deutliche braunrote Bäumchen im Totalpräparat. Das Nervensystem ist endlich besonders erfüllt von den Granulationen.

Die Bedeutung derselben ist auch im normalen Mycetom völlig unbekannt. Ähnliche Pigmente treten auch sonst im Zusammenhang mit den Pilzen auf und zwar sowohl wie hier in der Mycetocyte selbst unmittelbar zwischen den Symbionten oder in das Mycetom umgebenden Epithelien. Ich verweise hier auf meine frühere Zusammenstellung (Studien I S. 82). Vorläufig können wir nur feststellen, daß unter unbekannten Umständen eine Überproduktion dieser im Zusammenhang mit der physiologischen Leistung der Symbionten entstehenden Stoffe eintritt, und diese dann den Körper überschwemmen. Warum sie diese oder jene Gewebe dabei bevorzugen, bleibt ebenfalls unbeantwortet. Von Wichtigkeit ist, daß gleichzeitig die Mycetome an Umfang zunehmen, die Pilze also sich un-

gewöhnlich heftig vermehren, in ihrem atypischen Verhalten scheint der Anstoß zu der Erkrankung vorzuliegen, die, wenn sie schwerer wird, die Gesamtorganisation so sehr schädigt, daß die befallenen Tiere einer Metamorphose nicht mehr fähig sein dürften.

3. Die Morphologie der Symbionten.

Die vorliegende Untersuchung hat sich mehr die äußere Lebensgeschichte der *Aleurodes*-Symbionten, den Wechsel in ihrer Umwelt und ihre Beziehungen zu den sie beherbergenden Zellen als Stoff gewählt, als ihren eigenen feinen Bau und ihre Vermehrungsweise. Das hatte seinen Grund vor allem darin, daß hierzu andere Untersuchungsmethoden, geeignetere Färbungen, Isolation der Pilze und womöglich Zuchtversuche auf künstlichen Nährböden nötig wären. Auch scheint mir, daß der Zoologe dieses schwierige Gebiet besser dem hierin geschulten Mykologen überläßt. Immerhin seien hier einige Beobachtungen mitgeteilt, die an den Schnittpräparaten, vor allem soweit sie mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, gemacht werden konnten. Meiner Beschreibung des *Aleurodes*-Symbionten habe ich 1912 die Bewohner der auf Ahorn lebenden, aber nicht mit *Al. aceris* identischen Art zugrunde gelegt und ihn als *Aleurodomyces signoretii* bezeichnet. Die Form ist „rund oder oval; in der Wirtszelle meist durch den gegenseitigen Druck deformiert. Das Plasma grobwabig, oft mit größeren Vakuolen, in freiem Zustand in Knospung zu beobachten, dann birnförmig, wie *Schizosaccheromyces šulcii* BUCHNER. Knospen in verschiedenen Größen, mit dem spitzen Ende zusammenhängend; Plasma, besonders der kleinen Knospen mit wechselnden Mengen färbbarer Substanz. Kern vom Karyosomtyp. Teilung nicht beobachtet; 2—5 μ im Durchmesser."

Seitdem habe ich bei dem Vergleich der einzelnen *Aleurodes*-Arten den Eindruck gewonnen, daß die Pilze jeweils verschiedene sind, wenn auch ihre Unterschiede nur geringfähige sind, und sich in ihrer Größe und vor allem auch dem wechselnden Gehalt an Vakuolen bekunden. Auch innerhalb der Mycetocyten habe ich nun ihre Vermehrung vielfältig beobachten können, die in innigem zeitlichen Abhängigkeitsverhältnis zu den Geschehnissen in der Umwelt der Pilze steht. Während der Infektion und der frühen Embryonalentwicklung vermehren sie sich niemals. Das Eindrängen der neuen Zellen in das alte Mycetom aber löst lebhafte Vermehrungstätigkeit aus. Dabei begegnet man zweierlei Bildern, mehrfach habe ich den Eindruck gewonnen, daß die Symbionten beträchtlich heranwachsen, hierauf ihre sehr kleinen und schwer zu sehenden Kernchen sich

vermehren und einen simultanen Zerfall des Plasmas herbeiführen, der der bei Saccharomyceten beobachteten Sporenbildung ähnelt. Fig. 7 der Taf. 5 enthält Zustände, die ich so deuten möchte; sie sind zum Teil etwas schematisierend wiedergegeben. Häufiger sind unzweifelhaft Knospungsverbände, wie sie Fig. 9, 11, 12, 13 der gleichen Tafel in Menge enthalten. Ganze traubige Komplexe hängen da noch miteinander zusammen und es ist wohl möglich, daß sie Stadien darstellen, die auf den Zustand der Fig. 7 folgen.

Daß die Zeit des Organwachstums mit dem Einsetzen einer lebhaften Vermehrungsperiode der Pilze zusammenfällt, ist natürlich überall der Fall; das primäre wird die Vermehrung der Symbionten sein, durch die die Teilung der Mycetocyte ausgelöst wird. Daß die Vermehrungstendenz aber gerade zu dieser Zeit auftritt und sich, von den erwähnten pathologischen Fällen abgesehen, stets in den gleichen Grenzen hält, läßt die Komplikation der bis in das einzelste geregelten Wechselbeziehungen zwischen dem Stoffwechsel des Wirtstieres und des Symbionten ahnen.

Literaturverzeichnis.

1) Balbiani: Mémoire sur la géneration des Aphides. Ann. Sc. nat., Zool. (5) Vol. 11 1869; Vol. 14 1870; Vol. 15 1872.

2) Breest, Fr.: Zur Kenntnis der Symbiontenübertragung bei viviparen Cocciden und Psylliden. Arch. f. Protistenk. Bd. 34 1914.

3) Buchner, Paul: Studien am interzellularen Symbionten. 1. Die interzellularen Symbionten der Hemipteren. Arch. f. Protistenk. Bd. 26 1912.

4) —: Zur Kenntnis der Aleurodes-Symbionten. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1912.

5) —: Neue Erfahrungen über intrazellulare Symbionten bei Insekten. Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. 12 1913.

6) —: Sind die Leuchtorgane Pilzorgane? Zool. Anz. Bd. 45 1914.

7) —: Vergleichende Eistudien I. Arch. f. mikrosk. Anatom. 1918.

8) Flögel, J. H. L.: Monographie des Johannisbeerblattlaus (Aphis ribis L.). Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. N. F. Bd. 1 1905.

9) Hirschler, J.: Embryologische Untersuchungen an Aphiden usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 100 1912.

10) Heymons, R.: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta Leop. Carol. Akad. Vol. 74 1899.

11) Julin, Ch.: Recherches sur le développement embryonnaire de Pyrosoma giganteum Les. I. Aperçu général de l'embryogenèse. Les cellules du testa et le développement des organes lumineux. Zool. Jahrb. Suppl. 15 Bd. 2 1912.

12) Pierantoni, Umb.: Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri. Zool. Anz. Vol. 36 1910.

13) —; Studii sullo svillupo d'Icerya Purchasi Mark. III. Osservazioni di embryologia. Archivio zoologico Vol. 7 1914.

14) —: Struttura ed evoluzione dell'organo simbiotico di Pseudococcus citri Russo e ciclo biologico del Coccidomyces dactylopii Buchner. Arch. f. Protistenk. Bd. 31 1913.

15) Tannreuther: History of the germ cells and early embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 24 1907.

Tafelerklärung.

Tafel 4.

Fig. 1. Hinterer Teil des Eies vor der Infektion (*Aleurodes aceris*).

Fig. 2. Beginn der Wanderung der Mycetocyten durch den Follikel (*Al. aceris*).

Fig. 3. Höhepunkt der Einwanderung der Mycetocyten (*Al. aceris*).

Fig. 4. Die Mycetocyten rücken eiwärts (*Al. aceris*).

Fig. 5. Die Mycetocyten tief in das Ei eingedrungen, die Infektionsstraße erhält sich als Kanal (*Al. aceris*).

Fig. 6 u. 7. Infektion beendet, der Infektionskanal krümmt sich und wird zum künftigen Eistiel umgebildet (*Al. aceris*).

Fig. 8—11. Hom. Imm. 2 mm. Oc. 8. Objekthöhe.

Fig. 8. Stück eines abnormen Mycetoms (*Al. proletella*).

Fig. 9. Epithel eines erkrankten Tieres (*Al. proletella*).

Fig. 10. Mycetocyten mit wenig Pigment (*Al. proletella*).

Fig. 11. Tracheen eines erkrankten Tieres (*Al. proletella*).

Fig. 12. Eine auf Ahorn lebende *Aleurodes*-Art (nicht *aceris*) mit abnormem Mycetom (schwache Vergrößerung).

Tafel 5.

Alle Figuren der Tafel beziehen sich auf *Aleurodes proletella*.

Fig. 1. Bildung des Blastoderms.

Fig. 2. Invagination des Keimstreifs; Verlagerung der Mycetocyten nach vorn.

Fig. 3. Keimstreif S-förmig; Mycetocyten an seinem Ende liegend.

Fig. 4. Die Extremitäten angelegt.

Fig. 5—14. Hom. Imm. 2 mm. Oc. 8. Objekthöhe.

Fig. 5. Die Mycetocyten eines Embryos mit S-förmigem Keimstreif vor Anlage der Extremitäten links das Ende des Keimstreifs, sagittaler Schnitt.

Fig. 6. Sonderung der Symbionten von einem zentralen Plasmahof; Embryo kurz vor der Umrollung; flächenhafter Schnitt.

Fig. 7. Die Kerne der alten Mycetocyten treten in das zentrale Plasma. Die bisher oberflächlich gelegenen Hüllzellen treten zwischen die Pilze ein. Das Mycetom schnürt sich in der Mitte ein nach der Umrollung; flächenhafter Schnitt.

Fig. 8. Die eingedrungenen Zellen grenzen sich gegenseitig ab: flächenhafter Schnitt.

Fig. 9. Ähnliches Stadium, die neuen Mycetocyten aber mangelhaft nach innen begrenzt, gleiche Schnittführung.

Fig. 10. Ähnliches Stadium, sagittaler Schnitt; merkwürdige Stäbchen im Plasma.

Fig. 11. Die alten Mycetocytenkerne haben sich vermehrt; sagittaler Schnitt.

Fig. 12. Austreten der alten, jetzt pilzfrei gewordenen Mycetocyten und Degeneration derselben; kurz vor dem Ausschlüpfen.

Fig. 13. Einzelheit von diesem Austreten der Kerne aus dem jungen Mycetom.

Fig. 14. Degenerierende ehemalige Mycetocytenkerne aus der Umgebung des neuen Mycetoms.

Fig. 15. Zerschnürung des neuen Mycetoms in zwei Teile; hinter diesem die Gonaden. Das Mycetom von den dorsoventralen Muskeln durchsetzt.

Zur Morphologie des *Treponema icterogenes* Uhlenhuth u. Fromme.

Von
Dr. R. Gonder und Dr. J. Gross.

(Hierzu Tafel 6 u. 7.)

Vorbemerkung.

Die vorliegende Abhandlung sollte eigentlich nur einen Teil einer größeren Arbeit bilden, die begonnen wurde zu dem Zwecke, ein spezifisches Heilmittel gegen die Weil'sche Krankheit zu finden. Bekanntlich erlag Dr. Gonder selbst einer Infektion mit der heimtückischen Krankheit. Als durch seinen Tod der Fortsetzung der Arbeit ein Ziel gesetzt wurde, befanden sich die therapeutischen Versuche erst in den allerersten Anfangsstadien. Die morphologischen Studien über den Erreger waren dagegen bereits soweit vorgeschritten, daß eine Veröffentlichung der Ergebnisse geboten erschien. Alle Befunde, Deutungen und Schlüsse sind in steter Zusammenarbeit gewonnen worden. Wie aus früheren Arbeiten hervorgeht, wichen unsere Ansichten über die „Spirochäten" im allgemeinen und das Genus *Treponema* im besonderen nicht unerheblich voneinander ab. Im Laufe des gemeinsamen Studiums der sehr interessanten vorliegenden Spezies näherten sie sich aber immer mehr bis zu völliger Übereinstimmung. Unsere Arbeit enthält also auch die endgültige Auffassung Gonder's über Bau und Hingehörigkeit des Genus *Treponema*, an dessen Entdeckung er so bedeutenden Anteil hatte, und daß er auch später trotz mannigfacher anderer Interessen und Aufgaben nie aus den Augen verlor.

Die auf Taf. 7 der Arbeit beigegebenen Photogramme sind noch gemeinsam mit Dr. GONDER hergestellt. Die Zeichnungen zu den Figuren auf Taf. 6 habe ich, und zwar größtenteils erst nach seinem Tode, angefertigt. Der Text stammt durchweg von mir. Doch sind in ihn alle die Ergebnisse der während unserer Zusammenarbeit geführten Diskussionen und Gespräche über den Gegenstand unseres Studiums hineinverwebt. So manche Erfahrung und Anregung GONDER's, der die Treponemen von vornherein viel genauer kannte, als ich, kam der Arbeit ganz besonders zugute. Sie ist daher ebensowohl geistiges Eigentum GONDER's wie meines. Indem ich sie der Öffentlichkeit übergebe, hoffe ich dem verstorbenen Freunde ein bescheidenes Denkmal zu setzen.

J. GROSS.

---

1. Einleitung.

In einer größeren Arbeit über Ätiologie und Therapie der Weilschen Krankheit beschreiben UHLENHUTH und FROMME (1916) als deren Erreger einen von ihnen im Jahre 1915 entdeckten und *Spirochaeta icterogenes* benannten Parasiten. Ungefähr gleichzeitig mit ihnen hatten in Japan INADA, IDO, HOKI, KANEKO und YTO bei Weil'scher Krankheit gleichfalls eine Spirochäte gefunden und sie in einer uns nicht zugänglichen Arbeit als *Spirochaeta ictero-haemorrhagiae* beschrieben. Welcher von beiden Namen prioritätsberechtigt ist, läßt sich zurzeit schwer entscheiden, ebensowenig ob die den deutschen und japanischen Forschern vorliegenden Spezies überhaupt identisch sind. UHLENHUTH und FROMME schreiben hierüber: „Die Befunde der Japaner, die bereits im Anfang und im Laufe des Jahres 1915 in der uns begreiflicherweise in dieser Zeit nicht zugängigen japanischen Literatur — in mehreren Einzelmitteilungen — bekanntgegeben sind, haben mit den unsrigen eine auffallende Ähnlichkeit, wenn sie auch in einigen Punkten davon abweichen. Ob nun die in Japan beobachtete Weil'sche Krankheit mit der europäischen identisch ist, läßt sich — auch nach den Angaben der Japaner — noch nicht mit Bestimmtheit behaupten, da sich klinisch einige Differenzen nachweisen lassen. Um das zu entscheiden, sind vergleichende Untersuchungen über die in Japan und Deutschland gefundenen Erreger (Spirochäten) notwendig. Es könnte sich zum mindesten — wie bei Rekurrens — um verschiedene Krankheitsformen handeln." Dasselbe gilt auch für die Erreger. Wie es mindestens

drei morphologisch und immunisatorisch deutlich unterscheidbare Rekurrensspironemen gibt, so ist es sehr wohl möglich, daß die Erreger der Weil'schen Krankheit in Europa und Japan spezifisch verschieden sind. Während nun die kurze aber deutliche Beschreibung, die Uhlenhuth und Fromme (1915) von ihrer *Spirochaeta icterogenes* geben, sehr gut auch auf unser Untersuchungsmaterial paßt, scheinen sich nach einigen von Hartmann und Schilling (1916) gegebenen Zitaten die Angaben der japanischen Autoren auf einen Organismus zu beziehen, der von dem Erreger der Weil'schen Krankheit in Europa sehr stark abweicht. Wieviel von den zum Teil höchst auffallenden Besonderheiten der *Spirochaeta ictero-haemorrhagiae* auf Beobachtungsfehlern, mit denen man in der Spirochätenliteratur ja auch immer zu rechnen hat, kommt, das müssen Nachuntersuchungen lehren. Einstweilen sind wir berechtigt, für den Krankheitserreger, den zu untersuchen wir Gelegenheit hatten, den von Uhlenhuth und Fromme geschaffenen Speziesnamen zu wählen. Nur dürfen wir ihn nicht *Spirochaeta icterogenes* nennen, wie die beiden eben genannten Forscher es tun. Denn, wie alle neueren Untersuchungen zeigen, ist das Genus *Spirochaeta* auf die große freilebende *S. plicatilis* und ihre nächsten Verwandten zu beschränken. Da wir ferner mit Gonder (1914) die Zerlegung der parasitischen „Spirochäten" in 2 Genera *Spironema* und *Treponema* für nötig halten, und da der Erreger der Weil'schen Krankheit offenbar die größte Ähnlichkeit mit *Treponema pallidum* hat, muß er mit diesem in einem Genus vereinigt werden. Daher ergibt sich als berechtigt der Name: *Treponema icterogenes.* Die nähere Begründung dieser Auffassung liefern wir in den nachfolgenden Kapiteln.

2. Struktur.

Treponema icterogenes gleicht in hohem Maße dem *Treponema pallidum.* Gleich diesem erscheint es im Dunkelfeld rein weiß und im nach Giemsa gefärbten Präparat rosarot. Auch in der Form und den Größenverhältnissen stimmen die beiden Spezies sehr genau überein. Höchstens ist *Treponema icterogenes* noch etwas feiner, als der Syphiliserreger. Den vermuteten Unterschied in der Dicke durch Messungen festzustellen, haben wir unterlassen. Da es sich um Bruchteile von Mikra handelt, sind zuverlässige Zahlen doch nicht zu gewinnen. Die Länge von *Treponema icterogenes* beträgt nach unseren Beobachtungen 8—20 μ, was gut mit *Treponema pallidum* übereinstimmt. Die Zahl der Windungen schwankt in unserem Material zwischen 10—13 bei den Tochterhälften von in Teilung be-

griffenen Exemplaren, und 24—34 bei den längsten gemessenen Treponemen. Auch diese Zahlen sind ungefähr die gleichen wie sie für *T. pallidum* angegeben werden. Was die Ähnlichkeit aber ganz besonders verstärkt, ist der Umstand, daß auch *T. icterogenes* dasselbe „eigentümlich starre, man könnte sagen gedrechselte Aussehen“ hat, weches SCHAUDINN (1905) als charakteristisch für *T. pallidum* gegenüber anderen ähnlichen Organismen hervorhebt. Bei so großer Übereinstimmung der morphologischen Merkmale könnte es fraglich erscheinen, ob es berechtigt ist, *T. ictorogenes* als besondere Spezies von *T. pallidum* zu trennen. Wir meinen aber, wenn zwei Parasiten bei ein und demselben Wirt so verschiedene Krankheiten hervorrufen wie Icterus infectiosus und Syphilis, können sie unmöglich identisch sein. Denn die Verschiedenheit der pathologischen Veränderungen im Organismus des Wirtes beruht natürlich auf bedeutenden Unterschieden in der Biologie und in den chemisch-physiologischen Eigenschaften der Krankheitserreger. Eine wichtige chemotherapeutische Differenz zwischen den beiden Treponemen konnten sowohl UHLENHUTH und FROMME als GONDER auch schon experimentell feststellen. Die Weil'sche Krankheit läßt sich, wenigstens beim Meerschweinchen, weder durch Salvarsan noch durch Neosalvarsan beeinflussen. Zudem dürfen wir nicht vergessen, daß das Feststellen morphologischer Unterschiede vielleicht nur an der Unvollkommenheit unserer optischen Hilfsmittel scheitert. Bei so einfachen Organismen wie es die Treponemen sind, ist das Auffinden von Unterschieden in der Organisation an sich sehr erschwert. Die außerordentliche Kleinheit und Feinheit der Objekte bringt es außerdem mit sich, daß die Untersuchung immer wieder an die Grenze des Sichtbaren und Unterscheidbaren gelangt, und eine scharfe morphologische Diagnose unmöglich wird. Wir sind daher gezwungen, zur Charakterisierung von Spezies in erster Linie physiologische Eigenschaften heranzuziehen. Und diese sind in unserem Fall, wie gesagt, hinreichend verschieden, um *T. icterogenes* als besondere Art *T. pallidum* gegenüberzustellen.

Kehren wir nach dieser Feststelluug wieder zur Morphologie unseres Untersuchungsobjekts zurück, so haben wir zuerst eine nicht unwichtige, bisher übersehene Tatsache hervorzuheben. SCHELLACK (1907) hat zuerst darauf hingewiesen, daß *Spironema*[1]) *obermeyeri, novyi* und *duttoni* nicht, wie man bisher annahm, in echten dreidimen-

[1]) Wir folgen hier der von GROSS (1912) vorgeschlagenen, von GONDER (1914) in PROWAZEK's Handbuch akzeptierter Nomenklatur.

sionalen Spiralen „schraubenförmig“ gewunden, sondern nur in einer Ebene „wellenförmig“ gebogen sind. Gross (1910) fand dasselbe Verhalten bei *S. gallinarum* und dem Genus *Cristispira* (den sog. Muschelspirochäten). Wir können jetzt hinzufügen, daß auch *Treponema icterogenes* keine echte Spirale, sondern nur eine wellenförmig gebogene Linie bildet. Um sich von der Richtigkeit dieser Tatsache zu überzeugen, genügt die Beobachtung eines, sei es lebend, sei es im Dauerpräparat ruhig daliegenden *Treponema* natürlich nicht. Das Mikroskop gibt von jedem Objekt stets nur einen optischen Schnitt wieder, d. h. eine Ebene. Eine echte dreidimensionale Spirale und ein wellenförmig in einer Ebene gebogener Organismus geben also dasselbe mikroskopische Bild. Erst durch Heben und Senken des Tubus und die dadurch ermöglichte Feststellung von Niveaudifferenzen läßt sich der Nachweis der Dreidimensionalität führen. Aber bei so zarten Gebilden wie einem *Treponema* versagt auch dieses Verfahren. Dagegen führt ein anderes sicher zum Ziel. Bringt man auf einem Dauerpräparat ein *T. icterogenes* durch Verschiebung des Deckglases zum Rollen, so erscheint es abwechselnd bald als „Spirale“, bald als gerade Linie. Und dasselbe kann man beobachten beim Studium lebender Treponemen im Dunkelfelde. Diese drehen sich nämlich oft lebhaft um ihre Längsachse. Und dabei erscheinen sie in regelmäßigen Intervallen für einen kurzen Moment durchaus geradlinig. Damit ist der Beweis erbracht, daß *T. icterogenes* nicht spiralig gewunden, sondern nur wellig gebogen ist. Denn eine echte dreidimensionale Spirale muß natürlich in jeder Lage Windungen erkennen lassen und kann nie als gerade Linie erscheinen. So hebt denn Zuelzer (1912) von der in echten Spiralen gewundenen *Spirochaeta plicatilis* auch ausdrücklich hervor: „Läßt man eine abgetötete *Spirochaeta plicatilis* unter dem Deckglas rotieren, so erhält man stets den Anblick der ganzen Spirale, und sie erscheint nie als gerade Linie.“ Wir sind bei der Feststellung dieses Details im Bau des *T. icterogenes* so ausführlich geworden, weil es in zweifacher Hinsicht von Bedeutung ist. Die einfach wellige Biegung entfernt *Treponema* etwas von der spiralig gewundenen *Spirochaeta plicatilis* und nähert es mehr den Spironemen. Wir werden daher bei der Erörterung der systematischen Stellung des Genus *Treponema* noch einmal auf diesen Punkt zurückzukommen haben. Aber auch manche Irrtümer in der Literatur erklären sich durch Nichtbeachtung der von uns festgestellten Tatsache. Für so zarte Objekte wie ein *Treponema* stellt die Cedernölschicht eines Dauerpräparates ein Medium von beträchtlicher Dicke dar. Es können daher in Präparaten

Treponemen gelegentlich so zu liegen kommen, daß die Ebene, in der sie gebogen sind, senkrecht zur Oberfläche des Objektträgers steht. In dieser Stellung fixierte Treponemen erscheinen dem Beschauer, abgesehen von seitlichen Biegungen, geradlinig. Außerdem aber bedingt der Niveauunterschied von Wellenberg und Wellental es, daß bei einer jeden Einstellung jedesmal nur die einen in die Ebene des optischen Durchschnittes zu liegen kommen. Das heißt entweder sind die Wellenberge scharf eingestellt oder die Wellentäler. Bei einem gefärbten Präparat täuschen aber Niveaudifferenzen, wie jeder weiß, Unterschiede in der Intensität der Färbung vor. Scharf eingestellte Partien erscheinen dunkler gefärbt. Es gewinnt dadurch den Anschein, als ob das *Treponema* in regelmäßigen Abständen stärker färbbare Bestandteile enthält. Und das hat zu zahlreichen Irrtümern geführt. Man hat Chromatinkörner beschrieben und als Kerne angesprochen. Andere Autoren wollten in den aufeinander folgenden dunkleren Partien Verdichtungen des Plasmas sehen, die den Zerfall des *Treponema* durch multiple Teilung einleiten sollten. Auch die Vermutung besonderer Entwicklungs- oder gar sexueller Formen ist mehr als einmal ausgesprochen worden. Sieht man sich die zugehörigen Abbildungen an, so fällt einem auf, daß die fraglichen Formen, abgesehen von durch Bewegung hervorgerufenen seitlichen Biegungen immer geradlinig erscheinen und nie die wellenförmige Biegung erkennen lassen. Das beweist wohl, daß wir mit unserer Deutung derartiger Befunde recht haben.

Bei der Untersuchung von *T. icterogenes* sowohl im Dunkelfeld als auch im Dauerpräparat, sehr deutlich auch bei der Betrachtung wohlgelungener Photographien fiel uns immer wieder eine Tatsache auf, die bisher von der gesamten Treponemenforschung viel zu wenig beachtet worden ist. SCHAUDINN (1907) hebt mit Recht das „eigentümlich starre, man könnte sagen gedrechselte Aussehen“ von *Treponema pallidum* als sehr charakteristisch hervor. Nur hätte er einen wichtigen Umstand noch besonders betonen sollen. Mit der Drehbank lassen sich wohl schraubig gewundene Gegenstände herstellen, aber natürlich nur solche mit geradliniger Achse. Und auch darin stimmt der Bau von *Treponema* mit einer beliebigen Drechselarbeit überein. Ruhig daliegende Treponemen lassen trotz der wellenförmigen Biegung des Körpers immer mit voller Deutlichkeit die geradlinige Achse erkennen (Taf. 6 Fig. 1, 2; Taf. 7 Fig. 1). Je länger und eingehender wir unser Objekt studierten, um so stärker drängte sich uns der Eindruck auf, daß diese Achse irgendwie im Körper des *Treponema* präformiert sein müsse, daß mit anderen

Worten *T. icterogenes* einen „Achsenstab“ enthält, und daß es nur an der übergroßen Feinheit des Objektes liegt, wenn es nicht gelingt, ihn einwandfrei sichtbar zu machen. Es ist schwer, die Verhältnisse zeichnerisch (Taf. 6 Fig. 1, 2, 9) darzustellen, ohne Übertreibung und doch deutlich. Gut gelungene Photogramme (Taf. 7 Fig. 1—3) lassen aber das Vorhandensein einer geradlinigen, den Treponemenfaden durchziehenden Achse sehr klar erkennen. Die schlängelnden Bewegungen des *T. icterogenes* (Taf. 6 Fig 3—6) beweisen, daß nicht nur der ganze Körper, sondern auch die Achse biegsam ist. Da diese in der Ruhe aber stets gerade gestreckt erscheint, muß sie einen beträchtlichen Grad von Elastizität besitzen. Wir kommen so zu dem Schluß, daß der wellenförmig gebogene Körper des *Treponema*, ganz so wie nach Zuelzer (1912) der spiralig gewundene von *Spirochaeta*, von einem geradlinigen elastischen Achsenstab durchzogen wird. Wir können die Richtigkeit dieser Auffassung einstweilen nicht beweisen. Ihre Wahrscheinlichkeit ist aber so groß, daß sie an Gewißheit grenzt. Für die Berechtigung unseres Schlusses läßt sich zudem noch folgendes anführen. *T. icterogenes* gleicht in hohem Maße der von Zuelzer (1912) beschriebenen freilebenden *Spirochaeta stenostrepta.* Nun ist nach den Angaben ihrer Entdeckerin bei dieser sehr schmalen Form der bei der größeren *S. plicatilis* deutlich sichtbare Achsenstab „sehr schwer färberisch zu differenzieren“. Im Leben ist er „mitunter“ zu erkennen. Da *Treponema* noch feiner ist als *Spirochaeta stenostrepta*, so ist es nicht verwunderlich, daß es uns nicht gelang, den Achsenstab gut sichtbar zu machen, und wir unsere Beobachtung durch Vergleich mit einem nah verwandten Organismus ergänzen mußten, ein Verfahren, dem man die Berechtigung nicht wird absprechen können.

An den Körperenden trägt *T. icterogenes* wie alle Treponemen Endfäden. Diese betragen bei langen, „erwachsenen“ Exemplaren (Taf. 7 Fig. 1, 3, 6) etwa ein Drittel der Körperlänge. Im Dunkelfeld erscheinen sie schwächer lichtbrechend, im gefärbten Dauerpräparat blasser und deutlich dünner als der Körper. Daß es keine Geißeln sind, wie nach der Entdeckung des *T. pallidum* von manchen Forschern angenommen wurde, zeigt ganz klar die Beobachtung im Leben. Die Endfäden haben nämlich keine Eigenbewegung. Vielmehr werden sie bei den schlängelnden und rotierenden Bewegungen des Treponemenkörpers nur rein passiv mitbewegt. Auf Dauerpräparaten (vgl. die Figuren von Taf. 6 u. 7) erscheinen sie bald verhältnismäßig gerade gestreckt, bald unregelmäßig geschlängelt, bald wahllos nach der einen oder anderen Seite gegen den Körper ein-

geschlagen. Nie erscheinen sie — und das ist wichtig — starr oder gedrechselt wie der Hauptkörper. Dessen regelmäßige, steil wellenförmige Biegung erstreckt sich nicht auf die Endfäden, sondern endet ganz scharf an ihrem Ansatz. Levaditi (1911) hat für *T. pallidum* das Gegenteil angegeben. Das beruht aber sicher auf einem Irrtum. Da andererseits die Endflächen sich in der Ruhe nie gerade strecken, fehlt ihnen offenbar auch der Achsenstab. Damit steht wohl auch ihre geringere Dicke in Zusammenhang. Einen gewissen Grad von Elastizität haben sie aber vielleicht doch. Dafür spricht, daß sie manchmal regelmäßig kreisbogenförmig gekrümmt erscheinen. Besonders oft ist das an kurzen, also erst eben aus einer Teilung hervorgegangenen „jungen“ Exemplaren zu beobachten. So entstehen die C- und S-förmigen Stadien (Taf. 6 Fig. 3, 4), die die japanischen Forscher beschreiben. Vollkommen irreführend ist Doflein's (1911) Darstellung der Endfäden von Spirochäten im allgemeinen. Er schreibt (S. 112): „indem ähnlich wie bei den Cilien der Infusorien der Achsenstab hervorragt, bildet er die Geißel der Spirochäten, deren inkonstante Lage dadurch erklärt werden könnte, daß die Plasmahülle bald hinten, bald vorn ein Stück des Achsenfadens hervorragen läßt.“ Es dürfte schwer sein, mehr Irrtümer in einen kurzen Satz zu packen. Weder haben die Spirochäten Geißeln, noch ragt der Achsenstab aus der Plasmahülle hervor, noch ist die Lage der Endfäden inkonstant.

Auf die Entstehung der Endfäden kommen wir später noch zu sprechen.

3. Bewegung.

Die Bewegungen des *T. icterogenes* sind im allgemeinen dieselben, wie sie Schaudinn (1905) für *T. pallidum* beschrieb: „biegende, schlängelnde, peitschende Bewegungen des ganzen Körpers“. Am meisten charakteristisch ist wohl die schlängelnde Vorwärtsbewegung. Diese kann bald in der Richtung des einen, bald in der des anderen Körperpoles erfolgen. Die Treponemen, wie übrigens auch Spirochäten, Spironemen und Cristispiren sind also nicht polar differenziert und unterscheiden sich auch hierin von den viel höher organisierten Flagellaten. Bei allen Formen der Bewegung bleibt, wie schon Schaudinn hervorhob, die wellenförmige Biegung oder Knickung des Körpers erhalten (Taf. 6 Fig. 5—8). Höchstens kann sie gelegentlich (Taf. 6 Fig. 5, 6) etwas weniger regelmäßig erscheinen. An einem *Treponema* in lebhafter, schlängelnder Bewegung lassen sich daher zwei einander superponierte Wellensysteme unterscheiden: die

steilen, kurzen, auch in der Ruhe deutlichen, präformierten und — 2—3 flache langgestreckte, durch die Bewegung hervorgerufene (Taf. 6 Fig. 7, 8) Wellen. Bei *Spironema* hingegen treten während der Bewegung die feinen im Körperbau begründeten Wellen viel stärker gegenüber den langen Bewegungswellen zurück. Auch ist die seitliche, peitschenförmige Bewegung bei *Treponema* (Taf. 6 Fig. 6) nie so stark wie bei *Spironema*. Das ist ebenfalls ein Zeichen dafür, daß der Körper der Treponemen starrer ist, als der ihrer Verwandten. Sehr charakteristisch für beide Genera ist ferner die oft beschriebene rotierende Bewegung. Ihre Beobachtung ist besonders wichtig für die Beurteilung der Endfäden. Studiert man ein sich um seine Längsachse drehendes *Treponema*, so wird einem sehr bald klar, daß die Endfäden keinerlei Eigenbewegung haben, sondern rein passiv mitgeschleppt werden. Sie können also unmöglich, wie man früher annahm, den Geißeln der Flagellaten vergleichbare Bewegungsorganelle sein.

Sehr wesentlich unterscheidet sich die Bewegungsweise der Treponemen von jener der Cristispiren. Letztere beschränkt sich, wie Zuelzer (1912) sehr treffend bemerkt, „in der Hauptsache auf fortwährendes blitzschnelles, sprungfederartiges Auf- und Zusammenschnellen des ganzen Körpers, wobei schraubenförmige Drehungen zustande kommen; Form und Weite der Windungen ist veränderlich“. Dagegen erinnert die Beschreibung, die Zuelzer in derselben Arbeit von der Bewegung der *Spirochaeta plicatilis* und ihrer Verwandten gibt, auffallend an das vorhin über *Treponema* Gesagte. Zuelzer spricht von „flexilen, zitternden, schlagenden, tastenden, bohrenden, sich windenden Bewegungen“ und betont, daß die „Körperspiralen“ auch in der Bewegung „gleichmäßig steil erhalten bleiben“. Weiter heißt es in derselben Arbeit: „Eine der häufigsten Erscheinungsformen ist, wenn eine *Spirochaeta* in 4 oder 5 unregelmäßig großen weiten Spiralen, denen die kleinen regelmäßigen Körperspiralen superponiert sind, ohne nennenswerte Ortsveränderungen zu zeigen, um die eigene Längsachse rotiert.“ Vergleicht man meine Abbildungen (Taf. 6 Fig. 7 u. 8) mit Zuelzer's Textfig. 2, so ist die Übereinstimmung in der Tat in die Augen springend. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die Bewegungskurven bei der viel längeren *Spirochaeta* zahlreicher sind, als bei *Treponema*. Die Unterschiede in der Bewegung der in Rede stehenden Formen müssen natürlich, wie Zuelzer mit Recht hervorhebt, in deren Bau begründet sein. Der in wenigen großen Wellen gebogene Körper der Cristispiren ist von einer elastischen Membran umhüllt. Ihm

sitzt seitlich die rein plasmatische und kontraktile Crista an. Kontrahiert diese sich wie ein Muskel ihrer Länge nach, so wird der Körper wie eine Sprungfeder zusammengedrückt; er verkürzt sich und seine Wellen werden höher und steiler. Erschlafft die Crista, so dehnt sich der elastische in seine Ruhelage zurückstrebende Körper wieder zu seiner ursprünglichen Länge aus und die Wellen werden länger und flacher. So entsteht das geschoßartige Vor- und Rückwärtsschnellen der Cristispiren. Bei *Spirochaeta* ist dagegen nach Zuelzer das membranlose Körperplasma selbst das „aktive kontraktile Element der Bewegung". Der elastische Achsenfaden dagegen dient als formgebendes und stützendes Element und wirkt bei der Bewegung als Antagonist des aktiv beweglichen Körperplasmas. Daher gibt es bei *Spirochaeta* kein sprungfederartiges Auf- und Zuschnellen, sondern nur schlängelnde und drehende Bewegungen, bei denen die durch den Achsenstab bedingte Körperform keine wesentlichen Veränderungen erleidet.

Ist aber, wie Zuelzer (1912) nachwies, die Bewegungsweise von *Spirochaeta* durch ihren Körperbau bestimmt, gleichen ferner die Bewegungen von *Treponema* so auffallend jenen der größeren und leichter zu untersuchenden freilebenden Form, so folgt daraus, daß beide Genera auch in ihrem Körperbau übereinstimmen. Das heißt aber, daß auch *Treponema* einen aktiv beweglichen, von einem elastischen geradlinigen Achsenstab durchzogenen Plasmakörper hat. Der Schluß, den wir im vorigen Abschnitt schon aus dem Studium von Dauerpräparaten zogen, erhält also durch das Studium der Bewegung und den Vergleich mit *Spirochaeta* eine erfreuliche Bestätigung. Übrigens hat auch Schaudinn bereits bei *Treponema pallidum* einen Achsenstab angenommen. Da er aber in der Vorstellung von der nahen Verwandtschaft der Spirochäten und Trypanosomen befangen war, sah er in ihm ein Äquivalent des Kernes der Flagellaten und sprach von einem „Kernstab".

Ob auch die Spironemen einen Achsenstab haben, wagen wir nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Gewiß erscheint ihre Körperform weniger starr. Aber auch bei ihnen ist die Zahl der Wellen konstant. Ihre Höhe und Form wird dagegen bei heftiger Bewegung allerdings stärker alteriert, als bei *Treponema*. Haben sie also einen Achsenstab, so muß er biegsamer sein, als der von *Treponema*. Vielleicht hängt dieser Unterschied mit der Lebensweise zusammen. Die Spironemen sind in ihrer großen Mehrzahl Blutparasiten, leben also in einem verhältnismäßig wenig dichten Medium. Die Treponemen als exquisite Gewebsparasiten haben bei ihren bohrenden Bewe-

gungen zwischen und in Zellen viel größere Widerstände zu überwinden, bedürfen daher einer größeren Starrheit und einer festeren Achse.

4. Fortpflanzung.

Von Vermehrung haben wir bei *T. icterogenes* nur Querteilung beobachtet und bestreiten nachdrücklich, daß bei irgendeinem *Treponema* oder *Spironema* Längsteilung vorkommt. Es ist entschieden ein Mißbrauch, daß in vielen Lehrbüchern noch auf Grund längst veralteter Angaben an der Längsteilung festgehalten wird, oder gar beide Vermehrungsmodi als nebeneinander vorkommend angenommen werden, was im ganzen Kreise der Protisten ohne Analogon dastehen würde. Wir schließen uns durchaus Gonder (1914) an. Er schreibt hierzu: „Die Zahl derjenigen Autoren, welche für eine Fortpflanzung der Spironemen durch Längsteilung eintreten, steht keineswegs hinter der Zahl derjenigen zurück, die einer Querteilung das Wort sprechen. Manche Autoren glauben an beide Vermehrungsmodi. Nach den ausgezeichneten Studien von Schellack scheint jedoch die Querteilung die einzige Art der vegetativen Fortpflanzung zu sein." Es kommt eben nicht auf die Zahl der Autoren an, die für eine Ansicht eintreten, sondern auf den durch sorgfältige Kritik festzustellenden Wert ihrer Beobachtungen. Wir möchten nur noch hinzufügen, daß unsere eigenen seit der Veröffentlichung von Gonder's zitierter Arbeit gewonnenen Erfahrungen die Richtigkeit von Schellack's Auffassung für uns zur Gewißheit erhoben haben.

Die Teilung von *T. icterogenes* verläuft ganz so, wie sie Schellack (1907) für die Rekurrensspironemen beschrieben hat. Die erste Andeutung davon, daß ein *Treponema* sich zur Teilung anschickt, ist auf gefärbten Dauerpräparaten eine helle Stelle in der Mitte des Fadens (Taf. 6 Fig. 9; Taf. 7 Fig. 3 a). Diese scheinbar geringfügige Tatsache ist nicht ohne Bedeutung. Erinnern wir uns daran, daß, wie oben (S. 69) dargetan wurde, den Endfäden offenbar der Achsenstab fehlt, und daß sie im Dunkelfeld schwächer lichtbrechend, im Giemsapräparat schwächer gefärbt erscheinen, als der Hauptkörper. Dürfen wir von der gleichen Wirkung auf gleiche Ursache schließen, so können wir sagen, daß auch an der hellen Teilungsstelle der Achsenstab fehlt. Die Teilung begänne also mit dem Schwunde dieses Organelles an einer bestimmten Stelle, sei es, daß es direkt eingeschmolzen wird, sei es, daß durch energisches polwärts gerichtetes Wachstum des Plasmakörpers der trägere Achsenstab zerreißt

und infolgedessen in der Mitte fehlt. Es wird sich im weiteren Verlauf der Darstellung zeigen, daß sehr viel für die Richtigkeit unseres Schlusses spricht. Die nächste bemerkbare Veränderung ist eine deutliche Verdünnung der Teilungsstelle (Taf. 6 Fig. 10). Diese streckt sich dann stark in die Länge (Taf. 6 Fig. 11; Taf. 7 Fig. 3 b). Jetzt erkennt man, daß dem Teilungsfaden, wie wir diesen Teil des Treponemenkörpers jetzt nennen können, die charakteristische wellenförmige Biegung des *Treponema* gänzlich fehlt. Gleichzeitig fällt auf, daß der Treponemenkörper auf Dauerpräparaten fast immer auf die Hälfte gebogen erscheint. Der Teilungsfaden ist also nicht „starr, gedrechselt“ wie der übrige Körper, er hat keine „präformierte“ Form. Das heißt nach dem oben (S. 8) Gesagten: ihm fehlt der Achsenstab. Die Umbiegung des in Teilung begriffenen Treponemenkörpers hat im übrigen keine prinzipielle Bedeutung und läßt sich nicht etwa mit der Inkurvation der Cristispiren vergleichen. Sie ist ein rein passiver Vorgang, bedingt einfach durch die Schlaffheit des nicht oder kaum elastischen Teilungsfadens.

Der Teilungsfaden wird in der Folge immer weiter ausgezogen (Taf. 6 Fig. 11—13; Taf. 7 Fig. 4). Schließlich reißt er in der Mitte durch, und jede seiner Hälften wird zum Endfaden eines Tochterindividuums. Aus dieser Entstehungsweise der Endfäden erklärt sich zwanglos ihr oben geschilderter Bau.

5. Knopfbildungen.

Eine gewisse Rolle spielen in der Treponemen- und Spironemenliteratur die von zahlreichen Autoren beobachteten Knopfbildungen. Ihre Deutung schwankt zwischen den größten Gegensätzen. Bald hat man sie durch Plasmolyse oder Plasmoptyse erklären oder in ihnen gar nur dem Körper des Parasiten angelagerte Fremdkörper sehen wollen. Bald hat man ihnen aber auch eine viel größere Bedeutung zugeschrieben, indem man sie für Degenerations- oder Involutionsformen ansprach, oder sie sogar für Entwicklungsstadien hielt, ja sie mit postulierten geschlechtlichen Vorgängen in Verbindung bringen wollte. Auch in den eigenartigen Hypothesen Meirowsky's (1914) spielen sie eine Rolle. Es erschien daher geboten auch diese vieldeutigen Gebilde einer sorgfältigen Untersuchung zu unterziehen. Und wir glauben, daß uns des Rätsels Lösung geglückt ist.

Von vornherein ist hervorzuheben, daß es sich um Fremdkörper nicht handeln kann. Man findet die sehr charakteristischen Knöpfe nur an den Treponemen, nie isoliert; und sie zeigen die gleiche

Affinität zur roten Komponente des Giemsa'schen Farbstoffes. Es sind aber, wie wir gleich bemerken wollen, Kunstprodukte, hervorgerufen durch die rohe Technik des Ausstrich- oder Klatschpräparates. Trotzdem haben wir uns die Mühe nicht verdrießen lassen, eine ganze Anzahl Zeichnungen (Taf. 6 Fig. 14—23) und 2 Photographien (Taf. 7 Fig. 5, 6) von ihnen anzufertigen und unserer Arbeit beizugeben. Denn es lag uns daran, den sehr überflüssigen Diskussionen über diese Gebilde endlich ein Ende zu machen. Charakteristisch für die Knöpfe ist der sehr dunkle Farbton, den sie auf nach Giemsa gefärbten Präparaten annehmen. Am häufigsten findet man sie an einem Ende eines Treponemenfadens in Einzahl (Taf. 6 Fig. 14; Taf. 7 Fig. 5a) oder Mehrzahl (Taf. 6 Fig. 15). Sie treten aber auch nicht selten seitlich an den mittleren Partien eines *Treponema* auf (Taf. 6 Fig. 16; Taf. 7 Fig. 5b). Auch kann derselbe Parasit sowohl terminal als seitlich geknöpft erscheinen (Taf. 7 Fig, 6). Auch die seitlichen Knöpfe können in Mehrzahl auftreten (Taf. 6 Fig. 17). Was uns auf die richtige Deutung der Knopfbildungen brachte, waren zuerst Befunde, wie der in Taf. 6 Fig. 18 abgebildete. Hier ist bei der Anfertigung des Ausstriches ein langes *Treponema* zu einer Schleife gebogen worden. Wo die beiden Schenkel des Fadens sich kreuzen, liegt ein Knopf von ganz charakteristischer Form und Färbung. Hier ist es ganz klar, daß es sich nicht um Plasmolyse oder Plasmoptyse, noch um irgendwelche besondere Entwicklungsformen handeln kann. Der Knopf ist vielmehr einfach dadurch entstanden, daß der Treponemenfaden an einer Stelle infolge der Manipulationen bei Herstellung des Präparates um sich selbst geschlungen oder gewickelt wurde, so daß eine Verklumpung entstand. Die dadurch herbeigeführte verdickte Stelle muß im Mikroskop natürlich dunkler erscheinen, als der Rest des Fadens. Betrachtet man die anderen auf unseren Tafeln wiedergegebenen Knopfbildungen, so ist nicht daran zu zweifeln, daß auch sie ähnlichen Ursachen ihre Entstehung verdanken. Auf Taf. 6 Fig. 14 z. B. ist ein *Treponema* dargestellt, in dem offenbar der eine Endfaden zu einem Knopf verklumpt ist. Die weichen, schlaffen Endfäden, denen der Achsenstab fehlt, verklumpen natürlich leichter als der übrige, starrere Körper. Daher sind terminale Knöpfe erheblich häufiger, als laterale. Bei dem in Taf. 6 Fig. 15 dargestellten Exemplar ist außer dem Endfaden noch ein Teil des Hauptkörpers in die Verklumpung einbezogen, und es ist ein Doppelknopf entstanden. Fig. 6 auf Taf. 7 gibt ein *Treponema* wieder, an dem ein Endfaden zu einem Knopf verklumpt ist, während am anderen

Pol der Endfaden seine normale Form behalten hat, dafür aber an seinem Ansatz das letzte Stück des Hauptkörpers einen länglichen Kopf bildet. Auf Taf. 6 Fig. 17 sehen wir einen sehr instruktiven Fall. Beide Endfäden sind unverändert. An dem einen Körperende aber sind die 4 letzten Wellen des Hauptkörpers zu einer Reihe von 4 Knöpfen verklumpt. Gelegentlich kommt es vor, daß beim Ausstreichen oder Abklatschen eines infizierten Leberstückes zwei Treponemen miteinander verschlungen werden. Auch hier entstehen an den Verschlingungsstellen Knöpfe, und es kommen sehr eigenartige Bilder zustande (Taf. 6 Fig. 19, 20), die früher auch Gelegenheit zu scharfsinnigen Deutungen und kühnen Hypothesen gegeben haben.

Mit der Knopfbildung steht endlich auch die Ringbildung im engsten ursächlichen Zusammenhang. Wir haben gesehen, daß die weichen, schlaffen Endfäden besonders zu Verschlingung und Verklumpung neigen. Werden nun durch die Verbiegungen und Zerrungen, welche die Treponemen beim Anfertigen der Ausstrichpräparate erleiden, die Enden der Endfäden eines und desselben Präparates zur Berührung gebracht, so können sie sich miteinander verschlingen. Es entsteht ein Ring, und an der Berührungsstelle der Enden in der Regel ein Knopf (Taf. 6 Fig. 21). Dieser bleibt klein, solange an seiner Bildung nur die Spitzen der Endfäden beteiligt sind. Werden diese aber in ihrer ganzen Länge in den Verklumpungsprozeß einbezogen, so wird der Knopf größer und dunkler, und gleichzeitig der Ring enger (Taf. 6 Fig. 22). Nehmen schließlich auch Teile des Hauptkörpers an dem geschilderten Vorgange teil, so erhalten wir jene engen Ringe mit mächtigem Knopf (Taf. 6 Fig. 23), die fast allgemein als Involutions- oder Ruheformen beschrieben wurden.

In Wirklichkeit sind also alle Knopf- und Ringbildungen Kunstprodukte, hervorgerufen durch die Präparationstechnik. Dem widerspricht durchaus nicht etwa die Tatsache, daß sie auch an lebenden Treponemen im frischen Präparat beobachtet werden können. Denn die Ursache ihres Entstehens, die gewaltsame Behandlung beim Ausstreichen tritt ja bereits bei der Herstellung des Präparates in Wirksamkeit und nicht erst bei der Fixierung und Färbung. Die zur Knopf- und Ringbildung führenden Schädigungen vollziehen sich schon am lebenden *Treponema*, ihre Folgen müssen daher notwendig auch im frischen Präparat schon in Erscheinung treten. Nur müssen sie hier seltener sein, was auch tatsächlich der Fall ist. Denn im frischen Präparat können bei längerer Dauer der Beobachtung

an manchen Treponemen die Verschlingungen, wenn diese nicht sehr fest waren, durch Eigenbewegung wieder rückgängig gemacht werden. In einem sofort nach der Herstellung fixierten Ausstrichpräparat aber vollzieht sich die Abtötung der Parasiten so schnell, daß ähnliche „Reparaturen" nicht möglich sind.

6. Verwandtschaftsbeziehungen des Genus *Treponema*.

Als wir unsere gemeinsame Arbeit begannen, wichen unsere Auffassungen über die systematische Stellung und die Verwandtschaftsbeziehungen von *Treponema* nicht unerheblich voneinander ab. Sie näherten sich aber, je mehr die Arbeit fortschritt, bis zu völliger Übereinstimmung, indem jeder von uns seine früheren Anschauungen auf Grund der neuen Beobachtungen und Erwägungen modifizierte.

Eines der wichtigsten Momente für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen von *Treponema* ist der Besitz einer festen geradlinigen Achse: Schaudinn drückte das mit den Worten aus, daß bei *Treponema pallida* die „Spirale präformiert" sei. Diese Formulierung ist nicht ganz zutreffend. Denn nicht die „Spirale" ist präformiert, sondern die geradlinige Achse derselben. Es bleibt trotzdem Schaudinn's Verdienst einen wichtigen Unterschied von *Treponema* gegenüber sonst sehr ähnlichen Organismen sofort erkannt und hervorgehoben zu haben. Nach unseren Untersuchungen kann es fast als sicher angenommen werden, daß das „starre gedrechselte" Aussehen von *Treponema* durch den Besitz eines besonderen Organells, eines festen elastischen Achsenstabes bedingt ist. Dadurch nähert sich *Treponema* aber ganz entschieden dem neuerdings von Zuelzer (1912) genau studierten Genus *Spirochaeta*. Mit Recht sagt Zuelzer: „*Spirochaeta (Treponema) pallida* scheint mir von allen pathogenen Formen die größte Ähnlichkeit mit *Spirochaeta stenostrepta* aufzuweisen". Vergessen wir aber nicht, daß bereits Schaudinn sofort Beziehungen von *Treponema pallidum* zu *Spirochaeta plicatilis* annahm, ja beide ursprünglich in ein Genus vereinigen wollte. Es wird heute ganz übersehen, welch eine bedeutende wissenschaftliche Tat das war. Um ihre Größe zu begreifen, muß man sich die Lage vergegenwärtigen, in der sich die ganze Spirochätenforschung befand, als Schaudinn den Lueserreger entdeckte. Von pathogenen Parasiten, die sich dem Vergleiche darboten, war damals nur *Spironema obermeieri* bekannt, das man zu den Spirillen zu stellen pflegte. Bei der großen Ähnlichkeit der beiden Formen mußte es für Schaudinn

das Naheliegendste sein, auch die „*Pallida*“ als *Spirillum* anzusprechen. Statt dessen sucht er für den winzigen Parasiten den Anschluß an die unendlich viel größere, freilebende *Spirochaeta*. Und er tut es, obgleich er von der Existenz eines Achsenstabes bei *Treponema* noch nichts wissen konnte, und obgleich er in dem Vorurteil der Trypanosomenverwandtschaft befangen war. Sein Unterfangen war so kühn, daß die Beziehungen von *Treponema* zu *Spirochaeta plicatilis* bald aus der Erörterung über die systematische Stellung des Syphiliserregers fast ganz verschwanden, bis ZUELZER (1912) die alte SCHAUDINN'sche Idee energisch wieder aufnahm und ihre Richtigkeit erwies. Die Arbeit von ZUELZER und auch die vorliegende bilden deshalb glänzende Beweise für die große intuitive Kraft, die SCHAUDINN's heute vielfach unterschätztem Forschergeist innewohnte. Gewiß hat er in der Spirochätenforschung Fehler begangen, ja sogar Verwirrung angerichtet. Wer aber durch jahrelanges eigenes Studium die Schwierigkeit dieses Forschungsgebietes kennt, der wird die Irrtümer SCHAUDINN's gern entschuldigen und sich achtungsvoll vor der Größe seiner Konzeptionen verneigen.

Spricht also entschieden sehr viel für die Annahme enger Verwandtschaft zwischen *Spirochaeta* und *Treponema*, so sind andererseits die Unterschiede doch auch wieder so groß, daß es nicht angängig erscheint beide Genera zu einem zusammenzuziehen. Um nur das Wichtigste hervorzuheben: *Spirochaeta* fehlen die charakteristischen Endfäden von *Treponema*. Bei dieser kommt Vielfachteilung nie vor, bei jener ist sie nach ZUELZER (1912) „in lebensfrischen, üppig gedeihenden Kulturen“ die Regel. Auch wäre es zum mindesten ungewöhnlich, Gewebs- und Blutparasiten mit freilebenden Organismen in einem Genus zu vereinigen.

Wie die Beziehungen von *Treponema* zu *Spironema* (= übrige „pathogene Spirochäten“) sind, ist eine nicht ganz leicht zu entscheidende Frage. Die Art der Teilung ist bei beiden Genera dieselbe. Daher haben auch beide die charakteristischen Endfäden, die bei keiner anderen Gruppe von ähnlichen Organismen vorkommen. Allerdings wird von manchen Autoren angegeben, daß die Spironemen nur einen Endfaden besitzen. Doch ist das entschieden nicht die Regel, wie schon die zahlreichen in der Literatur vorhandenen Photogramme von Spironemen mit 2 Endfäden beweisen. SCHELLACK (1907) hat angegeben, das bei *S. recurrentis* die durch die Teilung entstehenden Endfäden später rückgebildet werden. Doch ist diese wichtige Beobachtung von niemand bestätigt worden, kann also noch nicht als allgemein gültig angesehen werden. Als weitere Besonder-

heit von *Treponema* wird ihr runder Querschnitt hervorgehoben. Sie soll „cylindrische“ Gestalt haben, *Spironema* dagegen „bandförmige“. Das ist aber ein Irrtum, der noch aus der Zeit stammt, da man die „Spirochäten“ für echte Flagellaten hielt und daher überall Ähnlichkeiten mit Trypanosomen suchte und fand. In Wirklichkeit unterscheidet sich die Körperform der Spironemen nicht wesentlich von der der Treponemen. Auf einem Mißverständnis beruht es, wenn Zuelzer (1912) Schellack als Gewährsmann für die bandförmige Gestalt der Rekurrensspironemen zitiert. Schellack (1907), der sich offenbar sehr vorsichtig ausdrückt, erklärt in der von Zuelzer erwähnten Arbeit, daß für die Rekurrensspironemen ein runder, höchstens ein schwach ovaler Querschnitt angenommen werden kann. Die Unterschiede sind also, wenn überhaupt vorhanden, ganz minimal. Und die ebenso zuerst von Schellack hervorgehobene Tatsache, daß *Spironema* nicht eigentlich spiralig gewunden ist, wie man früher annahm, sondern nur wellenförmig gebogen, bildet ebenfalls kein Unterscheidungsmerkmal. Denn, wie wir gesehen haben, gilt für *Treponema* dasselbe. Als charakteristische für die Genusdiagnose verwendbare Eigenschaft bleibt nur das „starre, gedrechselte“ Aussehen von *Treponema* übrig. Wenn dieses, wie wir allen Grund haben anzunehmen, auf dem Besitz eines Achsenstabes beruht, so ist es allerdings ein sehr wichtiges Merkmal, das für sich allein zur Aufstellung eines besonderen Genus berechtigen würde. Wie wir schon weiter oben (S. 71) hervorgehoben haben, ist aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß auch die Spironemen einen Achsenfaden besitzen, nur müßte er biegsamer sein, als der von *Treponema*. Nun hat, was wenig beachtet wurde, bereits Schaudinn (1905) eine nach einem Photogramm entworfene Zeichnung des großen *Spironema refringens* mit einem „Kernstab“ veröffentlicht, den man unbedingt als Achsenstab ansprechen muß. Dabei ist es sehr interessant, daß er nicht geradlinig ist, wie der Achsenstab von *Spirochaeta plicatilis*, sondern schwach wellig gebogen. Doch sind seine Wellen beträchtlich flacher, als die des, von Schaudinn als „undulierende Membran“ bezeichneten, Plasmakörpers. Ein Achsenstab der schon in der Ruhelage die Biegungen des Plasmakörpers, wenn auch abgeschwächt, mitmacht, muß natürlich weniger starr sein, als ein geradliniger. Schaudinn's Zeichnung bestätigt also unsere oben ausgesprochene Vermutung. Bis es einer Vervollkommnung der Untersuchungstechnik gelingt, die Achsenstäbe ganz einwandfrei sichtbar zu machen, läßt sich die Frage der Zusammengehörigkeit von *Treponema* und *Spironema* nicht ganz sicher entscheiden. Jedenfalls aber

ist die eigentümliche Starrheit der Treponemen, die sich jedem Beschauer immer wieder aufdrängt, ein leicht erkennbares Unterscheidungsmerkmal, zu dem sich noch folgende gesellen: rein weiße Färbung bei Untersuchung im Dunkelfeld, schwaches Lichtbrechungsvermögen und schwache Färbbarkeit. Wir halten daher die Selbständigkeit des Genus *Treponema* (mit den Spezies *pallidum*, *pertenue*, *icterogenes* und *dentium*) für wohl begründet, wie Gonder das immer getan hat, und lehnen die von Gross (1912) verlangte Zusammenziehung mit *Spironema* ab. Doch ist die Ähnlichkeit der beiden Genera untereinander und mit *Spirochaeta* hinreichend, um alle drei in einer Familie zu vereinigen. Ob man diese Spironemacea oder Spirochatacea nennen will, ist Geschmackssache. Doch empfiehlt sich der letztgenannte Name als der ältere und allgemeiner akzeptierte.

Die beiden anderen von Gross (1910) zu seiner Familie Spironemacea gerechneten Genera *Cristispira* und *Saprospira* aber entfernen sich nach den neuesten Beobachtungen so stark von *Spirochaeta* und *Spironema*, daß sie unbedingt eine andere Stellung im System erhalten müssen. Wir haben schon oben (S. 70) auf die große Verschiedenheit in Bau und Bewegung hingewiesen, die zwischen *Cristispira* einer- und den Spirochätaceen andererseits besteht. Und die von Gross (1912) auf Grund von Angaben anderer Autoren ausgesprochene Ansicht, daß der Körper der Spironemen gleich dem der Cristispiren gekammert (nach Gross vielzellig) sei, läßt sich nicht mehr aufrecht erhalten. Für *Cristispira* und die nah verwandte *Saprospira* sprach Gross (1910) zuerst die Vermutung engerer Beziehungen zu Cyanophyceen, speziell Oscillatorien aus, wollte sie trotzdem aber noch innerhalb der Klasse der Bakterien belassen. Zuelzer (1912) wies auf das eigentümliche „Spiralband" hin, das den Körper von *Oscillaria limosa* außen umzieht und, falls es, wie Zuelzer vermutet, aus Plasma besteht, ein wichtiges Analogon zur Crista der Cristispiren bieten würde. Sie formuliert ihren Standpunkt über die Verwandtschaftsbeziehungen letzterer in folgendem Satz: „Die Cristispiren, welche die elastische Membran der Oscillatorien vereinigen mit dem feineren Bau der Spirillen, von beiden Gruppen durch den Besitz der Crista getrennt, scheinen mir demnach ihre Stellung im System zwischen Spirillaceen und Oscillariaceen zu erhalten." Man wird diese vorsichtigere Stellungnahme von Zuelzer gerne als berechtigt anerkennen gegenüber der entschiedeneren von Gross, besonders wenn man bedenkt, daß die mit *Cristispira* nah verwandte *Saprospira* der Crista entbehrt und fast

einer echten Cyanophycee gleicht. Das Verhalten der beiden Genera zueinander bildet übrigens eine interessante Parallele zu den Spirochätaceen. Die freilebenden *Saprospira* und *Spirochaeta* sind ungleich viel länger als ihre parasitischen Verwandten und vermehren sich durch Zerfallteilung, die kürzeren parasitischen Genera *Cristispira*, *Treponema* und *Spironema* nur durch einfache Zweiteilung. Durch Abtrennung von *Cristispira* und *Saprospira* wird das ganze Spirochätenproblem viel einfacher. Die Beziehungen zu den Cyanophyceen scheiden damit fürs erste wieder aus. Und auch die enge Verwandtschaft mit Bakterien läßt sich für die Spirochätaceen kaum mehr aufrecht erhalten.

Dagegen erscheint der Anschluß an die Flagellaten wieder zulässiger, als es noch vor kurzem schien. Besonders das Vorhandensein eines elastischen Achsenstabes bei *Spirochaeta* und vermutlich auch bei *Treponema* und *Spironema*, scheint, wie ZUELZER (1912) hervorhebt, auf Beziehungen zu den Mastigophoren hinzudeuten. Es könnte der Achsenstab aber auch in beiden Gruppen unabhängig entstanden sein, die Ähnlichkeit also auf Analogie und nicht auf Homologie beruhen. Von wirklicher Verwandtschaft dürfen wir aber nur sprechen, wenn sich ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden Gruppen nachweisen läßt. Wir müssen uns also die Frage stellen: ist es möglich, daß die Spirochätaceen von Flagellaten abstammen, welche Geißel und Kern verloren haben? Eine solche Herleitung ist nun für *Treponema* und *Spironema* allerdings denkbar. Nur darf man die Vorfahren der Spirochätaceen nicht, wie das bisher fast immer geschah, bei den doch organisierten Trypanosomen, sondern mit ZUELZER (1912) bei den primitivsten Protomonadinen suchen. Bei *Cereomonas* z. B. setzt sich der den spindelförmigen flexiblen Plasmakörper seiner Länge nach durchziehende elastische Achsenstab direkt in die Stützfibrille der Geißel fort. Denkt man sich nun, er werde soweit verkürzt, daß er den Plasmakörper nicht überragt, so fällt damit auch die Geißel fort. Wird gleichzeitig der Plasmakörper immer dünner, so daß er den Achsenstab nur als seine Hülle, im optischen Durchschnitt als zarter Saum umgibt, und wird außerdem der Kern rückgebildet oder in feinste „Chromidien“ aufgelöst, so resultiert ein Organismus, der sich von einem *Treponema* oder *Spironema* nicht mehr wesentlich unterscheidet. Man könnte sich ebensogut natürlich die Umwandlung primitiver Flagellaten in Spirochätaceen auch als vom Kerne ausgehend vorstellen. Schwindet dieser, so hört damit auch die kolbige Auftreibung des Plasmakörpers am Vorderende auf, und der ganze Körper kann allmählich

auf die Dicke der Geißel reduziert werden. Oder mit anderen Worten, der Unterschied zwischen Körper und Geißel würde aufhören, da beide jetzt gleichmäßig aus einer axialen Stützfibrille in plasmatischer Umhüllung bestehen. Es wäre damit aber auch eine fast völlige Identität mit dem Bau der Spirochätaceen erreicht. Auf die Ähnlichkeit zwischen *Spirochaeta* und einer Flagellatengeißel hat übrigens schon Zuelzer hingewiesen. Sie schreibt darüber: „Betrachtet man den Bau einer *Spirochaeta*, so wird man die große Übereinstimmung desselben mit dem Bau von Geißeln, speziell von Flagellatengeißeln wahrnehmen. Hier wie dort umzieht eine protoplasmatische Hülle in schraubigen Touren eine elastische axiale Faser."

Die allen Spirochätaceen eigene Fortpflanzung durch Querteilung würde kein unüberwindliches Hindernis für ihre Ableitung von Flagellaten sein. Denn sie kommt bekanntlich auch bei *Oxyrrhis* vor. Außerdem ist zu bedenken, daß der Verlust des Kernes den größten Einfluß auf die Art der Fortpflanzung haben kann. Denn gerade der Kern beherrscht doch die Zellteilung. Andererseits ist der Kern der Protozoen auch bei der Verdauung der Nahrung hervorragend beteiligt. Die parasitische Lebensweise und die mit ihr verbundene Aufnahme bereits vorbereiteter Nahrung kann also sehr wohl zum Schwunde des Kernes der Protozoenzelle führen, wie sie bei manchen Metazoen (z. B. Cestoden) den Verlust des Darmes bedingt hat. Vergessen dürfen wir aber nicht, daß speziell das Genus *Spirochaeta* auch Eigenschaften besitzt, die gegen eine nähere Verwandtschaft zu den Protomonadinen, und damit zu den Flagellaten überhaupt, sprechen. Das extreme Längenwachstum (Verhältnis von Länge zu Dicke nach Zuelzer bis 1000:1) und ebenso die Zerfallsteilung erinnern viel mehr an primitive Algen, als an Flagellaten.

Und auch unser Versuch, wenigstens *Treponema* und *Spironema* von Flagellaten abzuleiten, entbehrt so lange einer sicheren Basis, bis die Existenz von kernlosen Flagellaten einwandfrei festgestellt wird. Einstweilen bleibt er rein hypothetisch, und wir haben ihn nur angeführt, weil die neuen Befunde an *Spirochaeta* und *Treponema* eine neue Richtung der ganzen Spirochätenforschung fordern, weil das „Suchen nach Analogien mit den Flagellaten" doch nicht so strikt abzulehnen ist, wie Gross (1912) es noch vor kurzem, und nach dem damaligen Stande der Forschung mit Recht, tat. Schaudinn's „Arbeitshypothese" von der Flagellatenverwandtschaft der Treponemen gewinnt wieder an Bedeutung, nur müssen, wie bereits er-

wähnt, die Trypanosomen außer Betracht bleiben und der Anschluß muß bei viel primitiveren Formen gesucht werden.

Vorläufig schließen wir selbst uns aber noch der vorsichtigen Stellung von Gonder (1913) an, der die Spirochätaceen, vorderhand wenigstens, als eine Gruppe für sich betrachtet, „die vielleicht einmal zwischen echte Protozoen (Flagellaten) einerseits und Bakterien oder Algen andererseits oder auch zwischen die beiden letztgenannten einzureihen, wenn nicht der einen oder anderen Gruppe direkt anzugliedern ist“.

Frankfurt a. M., Speyer-Haus, Juni 1917.

Literaturverzeichnis.

Doflein, F. (1911): Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena.

Gonder, R. (1913): Spirochaeta. in: Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 9. Jena.

— (1914): Spironemacea (Spirochäten). in: Prowazek, Handb. d. pathog. Protozoen. Leipzig.

Gross, J. (1910): Cristispira nov. gen. in: Mitteil. Zool. Stat. Neapel Bd. 20.

— (1912a): Über Systematik, Struktur und Fortpflanzung der Spironemacea. in: Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. I. Abt. (Orig.) Bd. 65.

— (1912b): Zur Nomenklatur der Spirochaeta pallida. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 24.

Hartmann, M. u. C. Schilling (1916): Die pathogenen Protozoen und die durch sie verursachten Krankheiten. Berlin.

Levaditi, C. (1911): Le cil du Treponema pallidum. in: C. R. Soc. Biol. T. 71.

Meirowsky, E. (1914): Studien über Bakterien, Spirillen und Spirochäten. Berlin.

Schaudinn, F. (1905): Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida. in: Deutsche med. Wochenschr.

— (1907): Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida und anderer Spirochäten. in: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamt Bd. 26.

Schellack, C. (1907): Morphologische Beiträge zur Kenntnis der Rekurrensspirochäten. Ibid. Bd. 27.

Uhlenhuth u. Fromme (1916): Untersuchungen über die Ätiologie, Immunität und spezifische Behandlung der Weil'schen Krankheit (Icterus infectiosus). in: Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exper. Therapie (Orig.) Bd. 25.

Zuelzer, M. (1912): Über Spirochaeta plicatilis Ehrbg. und deren Verwandtschaftsbeziehungen. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 24.

Tafelerklärung.

Tafel 6.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates entworfen mit Obj. Winkel 14 mm Fluoritsystem, hom. Immers. und Comp. Oc. 12 Alle beziehen sich auf *Treponema icterogenes.*

Fig. 1 u. 2. Langes und kurzes Exemplar in Ruhestellung.
Fig. 3. C-Form.
Fig. 4. S-Form.
Fig. 5—8. Treponemen in peitschender und schlängelnder Bewegung.
Fig. 9 u. 10. Anfangsstadien der Teilung.
Fig. 11. Mittleres Teilungsstadium.
Fig. 12 u. 13. Endstadien der Teilung.
Fig. 14—17. Knopfbildung.
Fig. 18. Schleifenbildung.
Fig. 19 u. 20. Verschlingung von zwei Exemplaren.
Fig. 21—23. Ringbildung.

Tafel 7.

Alle Photogramme beziehen sich auf *Treponema icterogenes.*

Fig. 1. Langes Exemplar in Ruhestellung.
Fig. 2. Knäuel mit verschiedenen Formen und Stadien.
Fig. 3. Teilung, a Anfangs-, b mittleres Stadium.
Fig. 4. Teilung, Endstadium.
Fig. 5 u. 6. Knopfbildung.

Kleinere Mitteilungen.

(Aus der Tropenabteilung des Hygienischen Instituts der Kgl. Tierärztlichen Hochschule, Berlin. Vorsteher: Prof. Dr. P. KNUTH).

Zur Systematik der Piroplasmen.

Von
P. J. du Toit.

(Hierzu 10 Textfiguren.)

Daß das System der Piroplasmen sehr revisionsbedürftig ist, wird mir jeder, der in den letzten Jahren über dieses Thema gearbeitet oder geschrieben hat, ohne weiteres zugeben. Bis vor etwa 10 Jahren konnte man von einem System der Piroplasmen überhaupt nicht sprechen, denn bis dahin wurden sämtliche zu dieser Gruppe gehörenden Blutschmarotzer in einer einzigen Gattung, *Babesia* oder *Piroplasma*, vereinigt. Man betrachtete damals als Arten derselben Gattung zwei Organismen wie z. B. den Erreger des Texasfiebers (*Piroplasma bigeminum*) (Fig. 2) und den Erreger des Küstenfiebers (*Theileria parva*) (Fig. 9), zwei Organismen, die morphologisch nur sehr geringe und entwicklungsgeschichtlich überhaupt keine Ähnlichkeit miteinander haben.

Seitdem BETTENCOURT, FRANÇA und BORGES im Jahre 1907 die Gattung *Theileria* von der Gattung *Piroplasma* abtrennten, hat das System der Piroplasmen noch verschiedene Ergänzungen erfahren, so daß bis heute nicht weniger als 7 Gattungen beschrieben sind.

Von diesen umfassen 4 Gattungen allerdings nur eine einzige resp. zwei Arten; die Hauptmasse der zahlreichen Piroplasmenarten entfällt also immer noch auf die 3 bekannten Gattungen, *Babesia*, *Theileria* und *Nuttallia*. Daß unter den Autoren keineswegs Übereinstimmung über die Zugehörigkeit der einen oder anderen Art zu diesen Gattungen herrscht, möge folgendes Beispiel beweisen. Der von Theiler (1906) zuerst unter dem Namen *Piroplasma mutans* (s. Fig. 8) beschriebene Parasit des Rinderblutes wurde 1909 von França auf Grund morphologischer Merkmale in die Gattung *Theileria* gestellt. Da aber der typische Vertreter dieser Gattung, *Theileria parva* eine ganz andere Entwicklung durchmacht als „*Theileria*“ *mutans*, teilen sehr viele Autoren die Ansicht França's nicht, sondern rechnen letzteren Parasit immer noch zur Gattung *Babesia* oder *Piroplasma*. Nun trifft man aber bei der Entwicklung von „*Babesia*“ *mutans* echte „Kreuzformen“ an, die eigentlich für die Gattung *Nuttallia* charakteristisch sind. Theiler, Gray und Power (1914) sprechen daher die Vermutung aus, daß dieser Parasit vielleicht in die letztgenannte Gattung gehöre. Die Frage lautet also: gehört der von Theiler unter dem Namen *Piroplasma mutans* beschriebene Parasit in die Gattung *Babesia*, *Theileria* oder *Nuttallia*? Und die Antwort lautet, nach meiner Überzeugung: in keine dieser 3 Gattungen! Die Gründe, die mich veranlassen, diese Ansicht zu vertreten, sind ganz kurz folgende:

Gattung *Babesia* (s. Fig. 1—3). Birnförmige Parasiten, Entwicklung durch Zweiteilung oder durch Knospenbildung.	„*Piroplasma*“ *mutans* (s. Fig. 8). Kleine runde oder stäbchenförmige Parasiten, keine Birnformen, Entwicklung durch Vierteilung.
Gattung *Theileria* (s. Fig. 9). Entwicklung durch Schizogonie in den Zellen des lymphatischen Systems.	Entwicklung im Blute, keine Schizogonie.
Gattung *Nuttallia* (s. Fig. 5). Runde, ovale oder birnförmige, aber keine typischen stäbchenförmige Parasiten.	Runde oder stäbchenförmige, aber keine birnförmigen Parasiten.

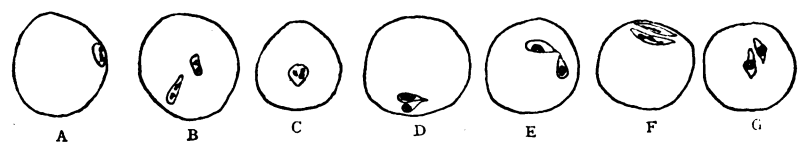
Ich glaube also für „*Piroplasma*“ *mutans* und die anderen sich ähnlich verhaltenden Piroplasmen eine neue Gattung aufstellen zu

müssen und schlage vor, sie zu Ehren des verdienstvollen und leider so früh als Opfer seines Berufes verstorbenen Protozoenforschers, Richard Gonder, der durch seine vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Studien über *„Babesia“ mutans* und *Theileria parva* unsere Kenntnis über diese Gruppe von kleinen Piroplasmen mehr als irgendein anderer gefördert hat, ***Gonderia*** zu nennen.

Ehe ich nun auf das System der Piroplasmen selbst eingehe möchte ich zum besseren Verständnis einige historische Daten kurz vorausschicken.

Die ersten Piroplasmen wurden im Jahre 1888 von Babes in Rumänien im Rinderblute entdeckt und *Haematococcus bovis* genannt. Ein Schüler von Babes, Starcovici, der die Verwandtschaft dieser Parasiten mit den Protozoen erkannte, änderte im Jahre 1893 diesen Namen, dem Entdecker zu Ehren, in *Babesia bovis* um.

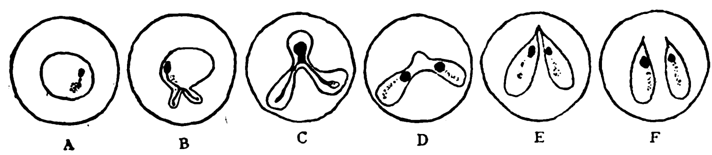
Ungefähr zu gleicher Zeit (1889–1892) führten Smith und Kilborne in Nordamerika ihre klassischen Untersuchungen über das Texasfieber der Rinder aus und nannten den Erreger *Pyrosoma* (soll eigentlich heißen *Pirosoma*) *bigeminum*. Da der Name *Pirosoma* aber bereits vergeben war, schlug Wandolleck (1895) die Bezeichnung *Apiosoma* vor, und als es sich herausstellte, daß letztere auch bereits vergeben war, nannte Patton (1895) den Parasiten *Piroplasma bigeminum*. Die Entdeckung von Babes war inzwischen offenbar in Vergessenheit geraten, weswegen auch der von Starcovici vorgeschlagene Name, *Babesia* nicht zur Anwendung kam. Der Gattungsname *Piroplasma* hat sich dann allgemein eingebürgert. Nach den Nomenklaturregeln hat jedoch der Name *Babesia* das Prioritätsrecht.



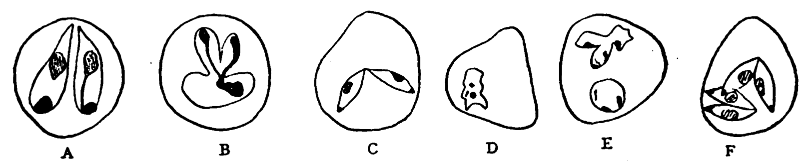
Textfig. 1 A—G. *Babesia bovis* (Babes). D Teilungsform. Original.

Daneben darf der eingebürgerte Name *Piroplasma* ebenfalls gebraucht werden. Betonen möchte ich gleich hier, daß die Gattungsnamen *Babesia* und *Piroplasma*, wie aus diesen Bemerkungen ersichtlich, ursprünglich für zwei verschiedene Parasiten, den Erreger der Hämoglobinurie in Rumänien (*Babesia bovis*, s. Fig. 1) resp. den Erreger des Texasfiebers in Nordamerika (*Piroplasma bigeminum*, s. Fig. 2) angewandt wurden — eine Tatsache, die später von vielen Autoren vergessen wurde.

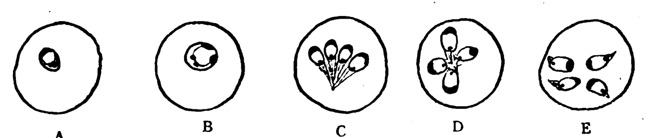
Alle später entdeckten Piroplasmen wurden dann in die Gattung *Babesia* oder *Piroplasma* hineingepfercht, bis die obengenannten portugiesischen Forscher, Bettencourt, França und Borges im Jahre 1907 die Notwendigkeit erkannten, für die kleinen bazillenförmigen Piroplasmen, die zum Typus des Küstenfiebererregers (*Theileria parva*, s. Fig. 9) gehörten, eine neue Gattung, *Theileria* aufzustellen.



Textfig. 2 A—F. *Piroplasma bigeminum* (Smith & Kilborne). Die Zweiteilung durch Knospenbildung wird durch B—D veranschaulicht. Nach Nuttall und Graham-Smith, 1908 (schematisch).



Textfig. 3 A—B. *Piroplasma caballi* Nuttall. Nach Carpano, 1914. C—F *Piroplasma trautmanni* (Knuth & du Toit). Nach unveröffentlichten Zeichnungen von Trautmann. B und E Knospenbildung.



Textfig. 4 A—E. *Nicollia quadrigemina* (Nicolle). Nach Nicolle, 1907.

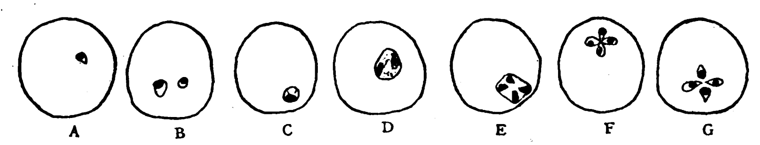


Fig. 5 A—G. *Nuttallia equi* (Laveran). E—G Teilungsformen (Kreuzformen). Original.

Zwei Jahre später machte França den ersten Versuch, ein System der Piroplasmen zu bilden. Die ganze Gruppe wurde zum Rang einer Familie, der *Piroplasmidae* erhöht, die nunmehr 5 Gattungen umfaßte, nämlich die beiden bereits erwähnten Gattungen *Piroplasma* und *Theileria*, ferner eine von Nuttall im Jahre 1908 vorgeschlagene Gattung *Nicollia* (Fig. 4) und zwei neue

Gattungen, *Nuttallia* (Fig. 5) und *Smithia* (Fig. 6). Ob die beiden Gattungen *Nicollia* und *Smithia*, die bis heute nur 1 resp. 2 wenig bekannte Vertreter aufzuweisen haben, zu Recht bestehen, will ich unentschieden lassen.[1])

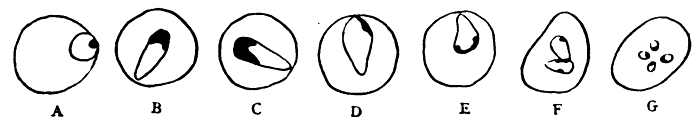


Fig. 6 A—C. *Smithia talpae* Galli-Valerio. Nach Galli-Valerio, 1914. D—G *Smithia microti* França. Nach França, 1909.

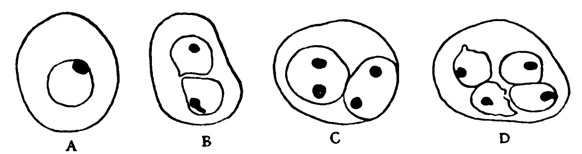


Fig. 7 A—D. *Rossiella rossi* (Nuttall). Nach Nuttall, 1910.

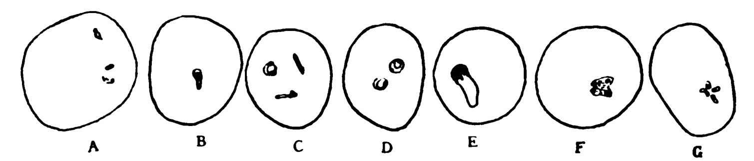


Fig. 8 A—G. *Gonderia mutans* (Theiler). F und G Kreuzformen. Nach Gonder, 1911.

Inzwischen sind noch zwei weitere Gattungen beschrieben worden: *Rossiella* (Fig. 7) und *Rangelia* (Fig. 10). Erstere Gattung enthält nur eine Piroplasmenart, die von Nuttall im Jahre 1910 im Blute eines in Britisch Ostafrika vorkommenden Schakals gefunden wurde,

[1]) Castellani und Chalmers (1913) bringen in ihrem Handbuch der Tropenkrankheiten eine Einteilung der Piroplasmen, die hier kurz erwähnt sein möge:

A. Protoplasma leicht sichtbar.
  I. Zweiteilung — *Babesia*.
  II. Vierteilung:
    a) Kern ohne Dimorphismus,
      1. Birnförmige Parasiten, die ganze Breite der Blutkörperchen ausfüllend — *Smithia*.
      2. Kleine, ovale, nicht bazillenförmige Parasiten — *Nuttallia*.
      3. Bazillenformen — *Theileria*.
    b) Kerndimorphismus — *Nicollia*.
B. Protoplasma gewöhnlich unsichtbar — *Anaplasma*.

Es ist nicht ganz klar, was die Autoren mit dieser Einteilung wollen. Sie soll offenbar nur etwa den Wert einer Bestimmungstabelle haben. Bemerkt sei

und letztere Gattung wurde im Jahre 1914 von Carini und Maciel für den Erreger der in Brasilien verbreiteten Hundekrankheit „Nambiuvu“ aufgestellt.

Als achte kommt die oben von mir vorgeschlagene Gattung *Gonderia* (Fig. 8) hinzu.

Was nun zunächst die Bezeichnung der ganzen Gruppe der Piroplasmen anbelangt, so muß die Familie, da die älteste und typische Gattung *Babesia* heißt, *Babesidae* und nicht *Piroplasmidae* genannt werden. Trotzdem erscheint es uns durchaus berechtigt und angebracht, diese Parasiten im allgemeinen (deutsch) Piroplasmen und nicht Babesien zu nennen, weil ersterer Name in der Literatur und im Sprachgebrauch fest eingewurzelt ist und niemals mißverstanden werden kann. Wir nennen die durch diese Parasiten hervorgerufenen Krankheiten daher auch Piroplasmosen und nicht Babesiosen.

França ließ sich bei seiner Einteilung der Piroplasmen hauptsächlich von morphologischen Gesichtspunkten leiten. Weniger wichtig schien ihm wohl die Bedeutung der Entwicklung der Parasiten. Denn sonst wäre es unbegreiflich, wie dieser Autor die für die Gattung *Theileria* so überaus charakteristische Entwicklung (schizogone Vermehrung in den Zellen des lymphatischen Systems; agamogene und gamogene Generation, s. Fig. 9) als Gattungsmerkmal überhaupt nicht anführen konnte. Daraus erklärt es sich auch, daß er die Art „*Piroplasma*“ (*Gonderia*) *mutans* in die Gattung *Theileria* stellen konnte. Morphologisch hat *Gonderia mutans* zwar mit *Theileria parva* eine große Ähnlichkeit, dagegen unterscheiden sie sich entwicklungsgeschichtlich in jeder Beziehung voneinander.

Meines Erachtens ist die abweichende Art der Entwicklung der Vertreter der Gattung *Theileria* von so großer systematischer Be-

---

noch, daß die Natur der „Anaplasmen“ so umstritten ist, daß man besser tut, sie vorläufig bei den Piroplasmen überhaupt nicht aufzuführen.

In diesem Zusammenhang müssen auch die Ausführungen von Carpano (1914) über das System der Piroplasmen Erwähnung finden. Dieser Autor glaubt, „unter vorläufiger Beschränkung auf die bekanntesten Piroplasmen .... vor allem die ganze Gruppe oder Familie Piroplasmidae in zwei Haupttypen, den großen Typus oder Bigeminum und den Typus Parvum einteilen“ zu können, „die sämtliche Parasiten sehr deutlich trennen“ würden; „dem ersten wäre dann die Gattung *Babesia* und dem zweiten die Gattungen *Nuttallia*, *Anaplasma* und *Theileria* zuzuweisen“ (S. 37).

Gewiß, man könnte auch die Säugetiere in große und kleine einteilen, ohne dadurch der Systematik einen besonderen Dienst erwiesen zu haben.

deutung, daß diese Gruppe von Parasiten — zu der auch die Gattung *Rangelia* gehört — noch weiter von den übrigen Gattungen getrennt werden muß. Ich schlage daher vor, für diese Parasiten eine neue Familie aufzustellen und sie **Theileridae** zu nennen.

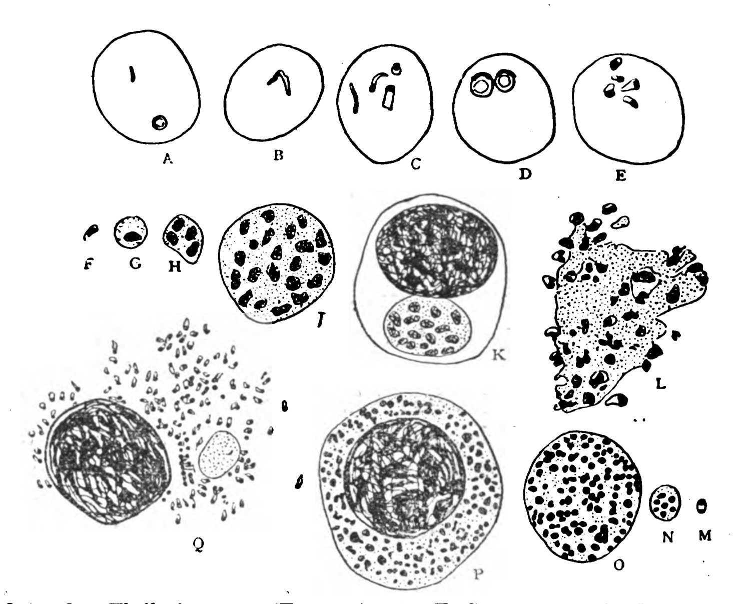


Fig. 9 A—Q. *Theileria parva* (Theiler). A—E Gametozyten in den roten Blutkörperchen. F—Q Schizogonie. F—L agamogene Generation. F—J freie Agamonten. K Agamont in einer Endothelzelle. L Agamont in Schizogonie. M—Q gamogene Generation. M—O freie Gamonten. P intrazellulärer Gamont. Q Gamont in Schizogonie. Nach Gonder, 1911.

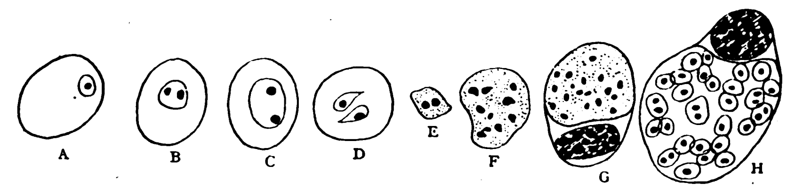


Fig. 10 A—H. *Rangelia vitalii* (Rangel Pestana). A—D Formen in den roten Blutkörperchen. B u. C Teilungsformen. E—H Schizogonie. E u. F freie Formen in den inneren Organen. G u. H intrazelluläre Schizonten. Nach Carini, 1916.

Bei den Babesidae geschieht die Vermehrung in der Blutbahn des Wirbeltierwirtes durch Zwei- oder Vierteilung, bei den Theileridae der Hauptsache nach in den Gewebszellen durch Schizogonie.

Ferner möchte ich noch einige Bemerkungen über die Gattung *Babesia* vorausschicken. Überblickt man alle Arten, die zu dieser Gattung gehören, so kommt man zu der Überzeugung, daß sie sich zwanglos in zwei Gruppen trennen lassen, die sich ziemlich erheblich voneinander unterscheiden. Als Typus der einen Gruppe kann das zuerst entdeckte Piroplasma, der Erreger der europäischen Hämoglobinurie der Rinder, *Babesia bovis* (Fig. 1) gelten. Es ist dies ein verhältnismäßig kleines Piroplasma von meist unregelmäßiger Gestalt, dessen Vermehrung durch Zweiteilung (Spaltung) geschieht. Die Vertreter der anderen Gruppe, deren Typus der Erreger des Texasfiebers, „*Babesia*“ *bigemina* (Fig. 2), darstellt, sind erheblich größer und von regelmäßig birnförmiger Gestalt. Die Vermehrung geschieht durch einen charakteristischen Knospungsprozeß (vgl. NUTTALL und GRAHAM-SMITH, 1908). Ich möchte daher vorschlagen, die Gattung *Babesia* in zwei Untergattungen zu zerlegen, und zwar wird man am zweckmäßigsten die für die beiden erwähnten Typen zuerst gebrauchten Namen beibehalten. Die erste Untergattung würde demnach *Babesia*, die zweite *Piroplasma* heißen. Sollte dieser Vorschlag bei den Autoren Anklang finden, so wäre die Unstimmigkeit in der Benennung dieser Parasiten mit einem Male beseitigt.

Ich lasse nunmehr das System der Piroplasmen mit den von mir vorgeschlagenen Veränderungen folgen.[1]) Jeder Gattung ist eine möglichst vollständige Liste aller bisher beschriebenen Arten beigefügt. Der Vollständigkeit und Übersichtlichkeit halber habe ich ferner hinter jeder Art den Namen des Wirtstieres, in dessen Blut das betreffende Piroplasma gefunden wurde, in eckigen Klammern angeführt. Arten, deren Zugehörigkeit zu der jeweiligen Gattung nicht einwandfrei feststeht, sind mit einem Fragezeichen versehen.

I. Familie: **Babesidae.**

Endoglobuläre Blutparasiten, die in keinem Entwicklungsstadium Pigment besitzen und durch Zecken aus der Unterfamilie der Ixodinae

[1]) Es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß dieses System nur den Entwicklungsgang der Piroplasmen im Wirbeltier-Wirt zur Grundlage hat. Die Entwicklungsstadien in der Zecke sind nur bei ganz wenigen Arten, und auch hier nur sehr unvollständig bekannt. Da die geschlechtliche Entwicklung aller Wahrscheinlichkeit nach in der Zecke stattfindet, kennen wir vorläufig von den meisten Piroplasmen nur einen verhältnismäßig geringen Teil des Entwicklungszyklus. Es ist durchaus denkbar, daß, wenn dieser erst vollständig bekannt sein wird, man zu einer anderen Auffassung über die Verwandtschaftsbeziehungen der Piroplasmen zueinander und zu den übrigen Protozoen gelangen wird.



übertragen werden. Vermehrung in der Blutbahn des Wirbeltier-Wirtes durch Zwei- oder Vierteilung.

1. Gattung: *Babesia* Starcovici, 1893.

Parasiten, die in einem ihrer Entwicklungsstadien die Birnform annehmen und sich in demselben Blutkörperchen zu zweien anordnen. Vermehrung durch Zweiteilung.

1a) Untergattung: *Babesia* (Starcovici, 1893).

Verhältnismäßig kleine Parasiten (im Durchschnitt unter 2,5 μ Länge) von unregelmäßiger Gestalt. Typische Doppelbirnformen sehr selten. Die Zweiteilung geschieht durch einfache Spaltung (Fig. 1).

Babesia bovis	(Babes, 1888)	[Rind].
B. ovis	(Babes, 1892)	[Schaf].
B. argentina	(Lignières, 1903)	[Rind].
B. muris	(Fantham, 1906)	[*Mus rattus* var. *albinos*].
B. gibsoni	(Patton, 1910)	[Hund und *Canis aureus*].
B. divergens	(M'Fadyean und Stockman, 1911)	[Rind].
B. soricis	(Christophers?)	[*Sorex sp.*]

1b) Untergattung: *Piroplasma* (Patton, 1895).

Verhältnismäßig große Parasiten (im Durchschnitt über 3 μ Länge) mit zwei Kernen, einem großen lockeren und einem kleineren kompakten. Die typische Form ist die Doppelbirnform. Zweiteilung der Regel nach durch Knospenbildung (Fig. 2 u. 3).

Piroplasma bigeminum	(Smith u. Kilborne, 1893)	[Rind].
P. canis	Piana u. Galli-Valerio, 1895	[Hund].
P. pitheci	P. H. Ross, 1905	[*Cercopithecus*].
P. avicularis?	(Wenyon, 1908)	[*Avicularis zebrae*].
P. leporis?	Dschunkowsky u. Luhs, 1909	[Hase].
P. caballi	Nuttall, 1910	[Pferd].
P. trautmanni	(Knuth u. du Toit, unveröffentl.)	[Schwein].

2. Gattung: *Nicollia* Nuttall, 1908.

Ovale oder birnförmige Parasiten mit deutlichem doppeltem Kern (ein großes und ein kleines Karyosom). Teilung in Form eines 4-blättrigen Kleeblattes (Fig. 4).

Nicollia quadrigemina (Nicolle, 1907) [*Ctenodactylus gondi*].

3. Gattung: *Nuttallia* FRANÇA, 1909.

Ovale oder birnförmige Parasiten. Vermehrung durch Vierteilung in Form eines Kreuzes. Keine typischen stäbchenförmigen Parasiten (Fig. 5).

Nuttallia equi	(LAVERAN, 1901)	[Pferd].
N. sp.?	(DENIER, 1907)	[*Cervus aristotelis*].
N. herpestedis	(FRANÇA, 1908)	[*Herpestes ichneumon*].
N. sp.?	(PATTON, 1909)	[*Herpestes mungo*].
N. ninensis	(YAKIMOFF, 1909)	[*Erinaceus europaeus*].
= *N. weissi*	(GALLI-VALERIO, 1911)	[*Erinaceus algirus*].
N. sp.?	(DSCHUNKOWSKY und LUHS, 1909)	[Schaf in Transkaukas.].
N. asini	(DSCHUNK. u. LUHS, 1913)	[Esel].
N. sp.?	(DSCHUNKOWSKY und LUHS, 1913)	[Pferd in Transkaukas.].
N. muris	COLES, 1914	[*Microtus incertus*].
N. microti	COLES, 1914	[*Microtus amphibius*].

4. Gattung: *Smithia* FRANÇA, 1909.

Parasiten, welche in einem Entwicklungsstadium Birnformen annehmen. Die meisten dieser Parasiten nehmen die ganze Breite des Blutkörperchens ein, und sie teilen sich nicht in Paaren. Die Teilung findet in Kreuzform zu vieren statt (Fig. 6).

Smithia microti	FRANÇA, 1909	[*Microtus incertus*].
Sm. talpae	GALLI-VALERIO, 1913	[*Talpa europaea*].

5. Gattung: *Rossiella* NUTTALL, 1912.

Große Parasiten von runder Gestalt. Einzeln, zu zweien oder zu vieren in einem Blutkörperchen. Kern groß und rund. Vermehrung durch Zweiteilung (Fig. 7).

Rossiella rossi	(NUTTALL, 1910)	[*Canis adustus*].

6. Gattung: *Gonderia* nov. gen.

Kleine runde oder stäbchenförmige Parasiten. Vermehrung durch Vierteilung in Form eines Kreuzes, dessen Teilprodukte fast nur aus Chromatin bestehen (Fig. 8).

Gonderia mutans	(THEILER, 1906)	[Rind].
G. dama?	(BETTENCOURT, FRANÇA u. BORGES, 1907)	[*Cervus dama*].
G. sp.?	(BETTENCOURT u. BORGES, 1909)	[*Cephalopus grimmi*].
G. hirci	(DSCHUNKOWSKY u. LUHS, 1909)	[Ziege].

G. sp.?	(Kerzelli, 1909)	[*Rangifer tarandus*].
G. cellii	(Castellani u. Chalmers, 1910)	[*Macacus pileatus*].
G. hippotragi	(Todd u. Wolbach, 1912)	[*Hippotragus equinus*].
G. buffeli	(Neveu-Lemaire, 1912)	[Büffel].
G. sp.?	(Carpano, 1913)	[*Gazella sp.*].
G. stordii?	(França, 1913)	[*Gazella granti*].
G. sp.	(Rodhain, 1916)	[Schaf im Kongo].
G. brimonti	(Leger u. Mouzels, 1917)	[*Bradypus tridactylus*].
G. camelensis	(Yakimoff u. Schokhor, 1917)	[Kamel]

II. Familie: **Theileridae.**

Endoglobuläre pigmentlose Blutparasiten, die durch Zecken aus der Unterfamilie der Ixodinae übertragen werden. Vermehrung in der Hauptsache durch Schizogonie in den Gewebszellen des Wirbeltier-Wirtes.

1. Gattung: *Theileria* Bettencourt, França u. Borges, 1907.

Kleine runde oder stäbchenförmige Parasiten. Vermehrung durch Zweiteilung oder durch Schizogonie in den Zellen des lymphatischen Systems (Fig. 9).

Theileria parva	(Theiler, 1904)	[Rind].
Th. annulata	(Dschunkowsky, 1904)	[Rind]
Th. sp.?	Lichtenheld, 1911	[Elenantilope].
Th. ovis	Littlewood, 1914	[Schaf].
Th. tachyglossi	Priestley, 1915.	[*Tachyglossus aculeatus*].

2. Gattung: *Rangelia* Carini u. Maciel, 1914.

Runde, ovale oder birnförmige Parasiten. Vermehrung durch Zweiteilung oder durch Schizogonie innerhalb der Bindegewebs- oder Endothelzellen (Fig. 10).

Rangelia vitalii	(Rangel Pestana, 1910)	[Hund].

Bemerkungen zum System.

Bereits Ollwig und Manteufel (1912) weisen in ihrer vorzüglichen Abhandlung über die Piroplasmen (Babesien) in v. Prowazek's Handbuch der pathogenen Protozoen darauf hin, daß die Entwicklungsgeschichte der in dieser Familie zusammengefaßten Parasiten

so verschieden ist, daß sich eine Auflösung in mehrere Familien notwendig erweisen wird.

Über die Stellung der beiden oben vorgeschlagenen Familien im System der Protozoen wird eine Einigung nicht so leicht zu erzielen sein. Bisher wurden die Piroplasmen gewöhnlich den Hämosporidien einverleibt oder als Anhang zu dieser Ordnung der Sporozoa gebracht. Diese Stellung konnte indessen nur als Provisorium betrachtet werden und muß auf Grund der neueren Kenntnisse als gänzlich unhaltbar aufgegeben werden. Sollte sich die Beobachtung einiger Autoren (Breinl u. Hindle, Kinoshita u. a.) bestätigen, die Geißelstadien bei den Piroplasmen (*Piroplasma canis*) gesehen haben wollen, so wäre ihre Zugehörigkeit zu den Flagellaten damit bewiesen. Aber auch ohne Geißel weisen diese Organismen eine enge Verwandtschaft mit der Klasse der Flagellaten auf. Nach den neueren Forschungen auf diesem Gebiet (vgl. besonders Pascher, 1917) dürfen wir „Flagellaten ohne Flagellum" durchaus nicht als Widerspruch betrachten; ja, bei der intrazellulären Lebensweise der Piroplasmen erscheint ihre Geißellosigkeit im Lichte dieser Forschung als durchaus selbstverständlich. Mag man sich zu der Binucleatenordnung Hartmann's stellen, wie man will, soviel muß zugegeben werden, daß sich die Piroplasmen dieser Gruppe — als phylogenetische Reihe betrachtet — zwanglos einordnen lassen. Mit *Leishmania* weisen manche Piroplasmen (*Piroplasma*, *Nicollia*, *Babesia* usw.) morphologisch die größte Ähnlichkeit auf. Und die Entwicklung von *Theileria* ist nach den Untersuchungen von Hartmann (1917) u. a. fast identisch mit der von *Schizotrypanum* und *Haemoproteus*, also typischen Flagellaten.

Die Gattung *Babesia* ist in zwei Untergattungen geteilt worden. Man hätte jeder dieser Untergattungen den Rang einer Gattung geben können. Denn die Merkmale, die ihre typischen Vertreter voneinander unterscheiden, sind mindestens ebenso wichtig wie diejenigen, die die übrigen Gattungen der Babesidae voneinander trennen. Allein, es sind einige Arten bekannt, die die Grenze zwischen den beiden Gruppen einigermaßen verwischen. *B. muris* ist eine solche. Nuttall und Graham-Smith (1908) geben kein definitives Urteil über die systematische Stellung dieses Parasiten ab. Auch *B. divergens* weist einige Merkmale auf, die beide Untergattungen gemeinsam haben.

Die Vertreter der Untergattung *Babesia* sind lange nicht so genau studiert wie die der zweiten Untergattung, obwohl sich unter ersteren die ältesten bekannten Piroplasmen befinden. Vor allen

Dingen ist die Vermehrungsart bei dieser Gruppe nicht genügend bekannt. Die Zweiteilung scheint durch einfache Spaltung vor sich zu gehen (vgl. Fig. 1 D). Jedenfalls ist eine Knospenbildung, wie sie für die zweite Untergattung charakteristisch ist, bei diesen Parasiten niemals beobachtet worden. Fülleborn (1908) will bei einem Fall von Hämoglobinurie in Deutschland die *B. bovis*-Parasiten nicht selten in „Kreuzform" angeordnet gesehen haben; demnach scheine (nach Fülleborn) dem Vorkommen von in Kreuzform angeordneten Parasiten keine für die Systematik der Piroplasmen ausschlaggebende Bedeutung zuzukommen. Wir wollen an der Richtigkeit der Fülleborn'schen Beobachtung nicht zweifeln. Andererseits müssen wir betonen, daß diese einzig dastehende Beobachtung von keiner anderen Seite bisher bestätigt worden ist; wir selbst haben bei der Durchmusterung vieler Hunderter von Präparaten der europäischen Hämoglobinurie niemals eine echte Kreuzform, wie wir sie z. B. von *Nuttallia equi* her kennen, gesehen. Zur Erklärung des Falles gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder waren es 4 einzelne, zufällig in einem Blutkörperchen liegende Parasiten und keine durch Teilung aus einem einzigen Parasiten hervorgegangene „Kreuzform", oder aber man müßte annehmen, daß es sich um einen besonderen Stamm von *B. bovis* handelte, bei dem auch eine Vermehrung durch Vierteilung vorkommt, und der dann vermutlich in die Gattung *Nuttallia* gehören würde.

Die typischen Vertreter der zweiten Untergattung, *Piroplasma bigeminum*, *P. canis*, *P. pitheci*, *P. caballi* und *P. trautmanni* bilden eine engumschriebene Gruppe mit außerordentlich scharf ausgeprägten Merkmalen. Die Stellung der übrigen beiden Arten, *P. avicularis* und *P. leporis* in dieser Gruppe kann nicht als endgültig angesehen werden. Betreffs der jüngsten Art dieser Gruppe, *P. trautmanni* (Fig. 3, C—F) muß hier erwähnt werden, daß dieser Parasit von Trautmann bei Schweinen in Deutsch-Ostafrika entdeckt wurde (die erste einwandfreie Feststellung der Piroplasmose bei Schweinen). Trautmann hat seine unveröffentlichten Manuskripte und Zeichnungen Knuth und dem Verfasser zur Verfügung gestellt, die eine kurze Beschreibung des Parasiten mit Abbildungen im 4. Band des Handbuchs der Tropenkrankheiten von Mense (P. Knuth und P. J. du Toit, Die Tropenkrankheiten der Haustiere) bringen werden.

[Für eine eingehende Darstellung der einzelnen Piroplasmen sowie für ausführliche Literaturverzeichnisse sei an dieser Stelle auf jenes Werk verwiesen.]

Die Gattung *Nicollia* enthält nur eine einzige Art, dagegen umfaßt die Gattung *Nuttallia* eine ganze Reihe von Arten, von denen einige nur sehr ungenügend bekannt sind. Die von Dschunkowsky und Luhs (1909) bei Schafen in Transkaukasien gefundenen Parasiten sollen sich von denen der Schafpiroplasmose in Europa (*Babesia ovis*) erheblich unterscheiden. Die Autoren beschreiben „Kreuzformen" — die Abbildungen hierzu sind allerdings wenig überzeugend —, so daß wohl eine Zugehörigkeit zur Gattung *Nuttallia* angenommen werden muß.

Ob *Nuttallia asini* wirklich verschieden ist von *N. equi*, wird die weitere Forschung erst zeigen müssen. Die zuletzt genannten Autoren glauben, daß die in Transkaukasien im Pferdeblut gefundenen Parasiten zwar zur Gattung *Nuttallia* gehören, jedoch eine von der *N. equi* der afrikanischen Pferdepiroplasmose verschiedene Art darstellen.

Die Gattung *Rossiella* enthält nur die eine von Nuttall aus dem Blut eines afrikanischen Schakals beschriebene Piroplasmenart *Rossiella rossi* (Fig. 7). Dieser Parasit weist morphologisch eine große Ähnlichkeit auf mit dem Erreger der „Nambi-uvu"-Krankheit der Hunde in Brasilien, *Rangelia vitalii* (Fig. 10, A—D). Bei letzterem Parasiten ist jedoch eine schizogone Entwicklung in den Bindegewebs- uud Endothelzellen des Wirtstieres nachgewiesen (Fig. 10, E—H), so daß die Zugehörigkeit der Gattung zur Familie Theileridae nicht in Zweifel gezogen werden kann. Bei der Gattung *Rossiella* sind derartige Entwicklungsstadien nicht gefunden worden, obwohl auch Ausstriche aus den inneren Organen (Leber, Niere, Milz) untersucht wurden. Sollte jedoch in Zukunft eine Vermehrung durch Schizogonie bei *Rossiella* festgestellt werden, so werden die beiden genannten Gattungen vereinigt werden müssen, wobei der ältere Name, *Rossiella* Gültigkeit behalten würde. Selbstverständlich würde diese Gattung dann in die Familie Theileridae gestellt werden müssen.

Die Vertreter der Gattung *Gonderia* (Fig. 8) zeigen morphologisch die größte Ähnlichkeit mit denen der Gattung *Theileria* (Fig. 9, A—E). Einige Autoren (z. B. Ollwig und Manteufel 1910) haben früher geglaubt, daß sich diese zwei Gattungen in gewissen Beziehungen auch morphologisch voneinander unterscheiden, jedoch wissen wir, besonders aus den sorgfältigen Studien von Gonder (1911), daß dies nicht der Fall ist. Die geringfügigen Unterschiede reichen zu einer sicheren Diagnose nicht aus. Dagegen ist aber die Entwicklung eine ganz verschiedene. (Daß sehr bedeutende biologische

Unterschiede zwischen *Gonderia mutans* und *Theileria parva* bestehen, möge hier nur nebenbei bemerkt sein.) Es wird sich also immer bei der Frage, ob eine Art zur Gattung *Gonderia* oder *Theileria* gehört, in letzter Linie darum handeln, ob eine Vermehrung durch Schizogonie in den inneren Organen nachgewiesen ist oder nicht. Dies ist das Entscheidende. Alle Parasiten, die eine noch so innige Verwandtschaft mit den anderen Arten der Gattung *Theileria* zu haben scheinen, müssen also vorläufig in die Gattung *Gonderia* gestellt werden, bis ihre Entwicklungsart klargestellt ist. Wenn die inneren Organe eines Tieres mit Piroplasmen, die zu diesem morphologischen Typus gehören, nun überhaupt nicht auf das Vorhandensein von schizogonen Stadien (den sog. Koch'schen Plasmakugeln) untersucht worden sind, so ist die Entscheidung doppelt schwer. Ist die Untersuchung negativ ausgefallen, wie z. B. bei den von Rodhain (1916) im Blute der Schafe im Kongobecken gefundenen und unter dem Namen *Theileria ovis* beschriebenen Piroplasmen, so können wir die Art mit einem gewissen Grad von Sicherheit in die Gattung *Gonderia* stellen. Die meisten der übrigen Arten sind auf das Vorhandensein von Schizonten nicht untersucht worden. Über die von Rodhain beschriebenen Piroplasmen muß noch hinzugefügt werden, daß die Art nicht *Gonderia ovis* heißen darf, weil es bereits eine „gute" Art *Theileria ovis* Littlewood (1914) gibt (vgl. Art. 36 der intern. zool. Nomenklaturregeln). Die von Kerzelli (1909) bei Renntieren gefundenen Piroplasmen gehören wohl auch zur Gattung *Gonderia.*

Die Familie der Theileridae umfaßt zwei Gattungen, die die Vermehrungsart in den inneren Organen durch Schizogonie gemeinsam haben. Morphologisch unterscheiden sie sich dagegen ganz erheblich voneinander. Während die Vertreter der Gattung *Theileria* winzig kleine Gebilde von runder bis bazillenförmiger Gestalt darstellen (Fig. 9, A—E), ist die Gattung *Rangelia* durch eine recht ansehnliche runde bis birnförmige Piroplasmenart vertreten (Fig. 10, A—D).

Bei der Gattung *Theileria* haben wir dieselbe Schwierigkeit wie bei *Gonderia*, indem für manche Arten nicht festgestellt ist, ob sie sich wirklich durch Schizogonie vermehren. Diese Entwicklungsart ist nur für *Theileria parva, Th. annulata, Th. ovis, Th. tachyglossi* und für die von Lichtenheld (1911) bei der Elenantilope gefundenen Parasiten nachgewiesen. Alle anderen Arten, die von den Autoren meistens als zur *Theileria* gehörig beschrieben wurden, haben wir vorläufig zur Gattung *Gonderia* gestellt. Sollten bei einer späteren Nachprüfung Schizonten nachgewiesen werden, so werden die

Arten selbstverständlich in die Gattung *Theileria* gestellt werden müssen.

Ob *Rangelia vitalii* bei ihrer schizogonen Entwicklung auch eine agamogene und eine gamogene Generation durchläuft, wie *Th. parva*, ist noch nicht festgestellt. Über die Beziehung von *Rangelia* zur Gattung *Rossiella* s. oben S. 97.

Zum Schluß möchte ich noch einige Parasiten erwähnen, die in der obigen Liste nicht angeführt sind.

Die Stellung der von Dionisi (1899) zuerst bei Fledermäusen gefundenen endoglobulären, pigmentlosen Blutparasiten ist noch nicht entschieden. Die meisten Autoren rechnen sie nicht zu den Piroplasmen. Gonder (1906) weist ihnen eine Stellung zwischen den Piroplasmen und dem Malariaparasiten des Menschen an.

Mit dem zuerst von Lingard und Jennings (1904) unter dem Namen *Piroplasma tropicus* (sic!) beschriebenen *Piroplasma* ist nichts anzufangen. Die indischen Autoren (vgl. Baldrey, 1910) wollen diesen Parasiten bei Rindern, Pferden, Hunden, sogar Meerschweinchen usw. gefunden haben. Offenbar handelt es sich um mehrere Parasitenarten, die zum Teil zur Gattung *Gonderia* (vielleicht auch *Theileria*), zum Teil zur *Nuttallia* gehören.

Die von verschiedenen Autoren bei Rindern und anderen Tieren (z. B. Zebus — vgl. Yakimoff und Kohl-Yakimoff, 1911) unter dem Namen *Piroplasma bacilliforme* beschriebenen Piroplasmen dürfen wohl in den meisten Fällen zur Gattung *Gonderia* zu rechnen sein.

Endlich ist noch ein von Phillips und Mc Campbell (1908) beim Hunde gefundenes und als *Piroplasma commune* beschriebenes Gebilde zu erwähnen. Weder die Beschreibung noch die Abbildungen dieses vermeintlichen Parasiten können uns davon überzeugen, daß wir es wirklich mit einer Piroplasmenart zu tun haben.

Nachtrag.

Nach Fertigstellung der vorstehenden Arbeit erhielt ich ein ausführliches Referat [1]) einer Arbeit von França über die Einteilung der Hämosporidien [2]), auf die hier kurz eingegangen werden muß.

França hält an der Zweckmäßigkeit der Unterordnung der Haemosporidia fest und verteidigt sie gegen die Einwände von

[1]) Im: Tropical Veterinary Bulletin, Bd. 5, Heft 4, 30. Dezember 1917, S. 231.

[2]) França, C., Sur la classification des hémosporidies. Journ. de Sciências Matemáticas, Fisicas e Naturais. Ser. 3, No. 1, Lissabon 1917

Mesnil u. a. Die Hämosporidien bilden mit den Coccidien zusammen die Ordnung der Coccidiomorpha, die mit den Gregarinen zur Unterklasse Telosporidia gehören. Diese bilden wieder mit den Neosporidia die Klasse der Sporozoa.

Es dürfte wohl nicht am Platze sein, hier auf die Gründe, die gegen dieses System sprechen, einzugehen. Uns erscheint eine Subsummierung der Piroplasmen unter die Sporozoen als völlig unbegründet, dagegen ist ihre verwandtschaftliche Beziehung zu den Flagellaten durch die neueren Untersuchungen sehr wahrscheinlich geworden (s. S. 95).

Was nun die Piroplasmen anbetrifft, so ist vorweg zu bemerken, daß França immer noch die Arten *mutans, dama, hippotragi* usw. als zur Gattung *Theileria* gehörig betrachtet. Der tiefgreifende Unterschied zwischen der Entwicklung dieser Parasiten und der von *Theileria parva*, ein Unterschied, auf Grund dessen wir uns veranlaßt sahen, beide Gruppen von Parasiten in zwei verschiedene Familien zu stellen (vgl. S. 89), scheint França noch nicht eingeleuchtet zu zu haben.

Die Familie „Piroplasmidae" enthält nach França folgende Gattungen: *Piroplasma, Smithia, Nuttallia, Theileria, Paraplasma, Achromaticus, Rangelia, Rossiella* und *Elleipsisoma.*

Wir vermissen die Gattung *Nicollia.* Dagegen werden 3 Gattungen genannt, die wir oben nicht erwähnt haben. Über die Gattung *Paraplasma* braucht nur gesagt zu werden, daß der einzige Vertreter, *Paraplasma flavigenum* Seidelin im Jahre 1912 von Seidelin als Erreger des Gelbfiebers beschrieben und als ein *Piroplasma* betrachtet wurde. Dagegen haben fast sämtliche, zum größten Teil sehr erfahrene, spätere Forscher diesen Befund nicht bestätigen können. Fast alle Autoren leugnen also heute die Existenz dieses vermeintlichen Krankheitserregers.

Über die Gattung *Achromaticus* Dionisi, 1900 wurde bereits oben (S. 99) gesagt, daß die meisten Autoren ihr eine Stellung zwischen Piroplasmen und Plasmodien einräumen.

Wesentlich anders verhält es sich mit der letzten oben erwähnten Gattung *Elleipsisoma* França, 1912. Die Originalarbeit von França [1]) war mir leider nicht bekannt, auch habe ich sie nirgends erwähnt gefunden. Die Gattung wird folgendermaßen definiert: „Elliptische oder ovale, nicht pigmentierte endoglobuläre Blutparasiten, infolge

---

[1]) França, C., Sur les Hématozoaires des Taupes, Archivos do Inst. Bact. Camara Pestana, T. 3, p. 271, 1912.

deren Tätigkeit die roten Blutkörperchen ihre Gestalt und ihr Hämoglobin verlieren. Der relativ große Kern liegt in der Regel einem der Ränder des Protoplasmaleibes nahe. Schizogonie und Zweiteilung in der Lunge.“

Die einzige Art *Elleipsisoma thomsoni* França, 1912 wird in den roten Blutkörperchen von Maulwürfen in verschiedenen europäischen Ländern gefunden.

Sollte sich die Angabe bestätigen, daß die Entwicklung zum Teil durch Schizogonie in der Lunge vor sich geht (nach den farbigen Abbildungen von França kann man allerdings kaum von einer Schizogonie sprechen), so müßte diese Gattung in die Familie Theileridae gestellt werden.

Auf die vielen Ungenauigkeiten in der França'schen Arbeit, die schon aus dem Referat hervorgehen, soll hier nicht eingegangen werden.

Berlin, den 11. Februar 1918.

Literaturverzeichnis.

Babes, V. (1888): Etiologie de l'hémoglobinurie bacterienne du boeuf. Ann. de l'Inst. de path. et de bact. de Bucharest T. 1.

— (1892): L'étiologie d'une enzootie de moutons dénommé „carceag“ en Roumaine. Compt. rend. Acad. Sc. T. 115 p. 359.

Baldrey, F. S. H. (1910): Piroplasmosis in India. Journ. of Trop. Vet. Sc., Vol. 5 p. 569.

Bettencourt, A., França, C. et Borges, J. (1907): Un cas de Piroplasmose bacilliforme chez le Daim. Arch. do Real. Inst. Bact. Camara Pestana T. 1 p. 341.

Carini, A. (1916): Über die Hundekrankheit Nambi-uvu und ihren Parasiten, Rangelia vitalii. Zentralbl. f. Bakt. I. Orig. Bd. 77 S. 265.

— e Maciel, J. (1914): Sobre a molestia dos cães chamada Nambi-uvu e seu parasita (Rangelia vitalii). Ann. Paulistas de Med. e Cirurgia.

Carpano, M. (1913): Su di un piroplasma del tipo parvum (genus Theileria) riscontrato nella Gazella in Eritrea. Nota di priorità. La Clinica Veterinaria T. 36 p. 254.

— (1914): Piroplasmosis equina. Parasitentypen. Zbl. f. Bakt. I. Orig. Bd. 73 S. 13.

Castellani, A. and Chalmers, A. J. (1913): Manual of Tropical Medicine II. Ed. London.

Coles, A. C. (1914): Blood parasites found in mammals, birds and fishes in England. Parasitology Vol. 7 p. 17.

Denier (1907): Sur une piroplasmose du Cervus aristotelis de l'Annam. Ann. de l'Inst. Pasteur T. 21 p. 657.

Dionisi, A. (1899): La malaria di alcune specie di pipistrelli. Ann. d'Igiene Sperimentale. T. 9 p. 41.

Dschunkowsky, E. und Luhs, J. (1904): Die Piroplasmosen der Rinder. Zbl. f. Bakt. I. Orig. Bd. 35 S. 486.

— (1909): Protozoenkrankheiten des Blutes der Haustiere in Transkaukasien. IX. Intern. Tierärztl. Kongreß im Haag Bd. 1.

— (1913): Nuttallia und Piroplasma bei der Piroplasmose der Einhufer in Transkaukasien. Parasitology Vol. 5 p. 289.

Fantham, H. B. (1906): Piroplasma muris. Fant., from the blood of the white rat, with remarks on the genus Piroplasma. Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. 50 p. 493.

França, C. (1908): Sur une piroplasmose nouvelle chez une mangouste. Bull. Soc. Path. exot. T. 1 p. 410.

— (1910): Sur la classification des piroplasmes et description de deux formes de ces parasites. Arch. do Real Inst. Camara Pestana T. 3 p. 11. (Die Arbeit wurde 1909 geschrieben; das erste Heft des 3. Bandes erschien 1910, der ganze Band 1912).

— (1913): Quelques considérations sur le genre Theileria et description d'une nouvelle espèce de ce genre (Theileria stordii). Zbl. f. Bakt. I. Orig. Bd. 67 S. 171.

Fülleborn (1908): „Kreuzform" bei Babesia bovis. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 S. 31.

Galli-Valerio, B. (1911): Sur un Piroplasma d'Erinaceus algirus. Zbl. f. Bakt. Orig. Bd. 58 S. 565.

— (1913): Smithia talpae n. sp. (Piroplasmidae) chez Talpa europaea L. Zbl. f. Bakt. I. Orig. Bd. 73 S. 142.

Gonder, R. (1906): Achromaticus vesperuginis. Arb. a. d. Kais. Ges.-Amt. Bd. 24.

— (1911): Die Entwicklung von Theileria parva, dem Erreger des Küstenfiebers der Rinder in Afrika. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 S. 143.

— (1911): Theileria parva und Babesia mutans, Küstenfieberparasit und Pseudoküstenfieberparasit. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 S. 222.

Hartmann, M. (1917): Über die Schizogonie von Schizotrypanum cruzi. Arch. f. Protistenk. Bd. 38 S. 113.

— und Jollos, V. (1910): Die Flagellatenordnung „Binucleata". Phylogenetische Entwicklung und systematische Einteilung der Blutprotozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 S. 81.

Kerzelli, S. (1909): Piroplasmosis tarandi rangiferis. Arch. Weterinarn. Nauk. Nr. 5 (Ref. Ztschr. f. Immunitätsforsch. S. 869).

Laveran, A. (1901): Contribution à l'étude de Piroplasma equi. Compt. rend. Soc. Biol. p. 385.

Leger, M. et Mouzels, P. (1917): Piroplasme et microfilaire d'un Edenté, le Bradypus tridactylus, Linn. Bull. Soc. Path. exot. T. 10 p. 173.

Lichtenheld, G. (1911): Beurteilung eines Befundes von Koch'schen Plasmakugeln in Niereninfarkten einer Elenantilope. Ztschr. f. Infektionskr. d. Haust. Bd. 9 S. 154.

Lignières, J. (1903): La Piroplasmose bovine. Nouvelles recherches et observations sur la multiplicité des parasites, leur evolution, la transmission naturelle de la maladie et la vaccination. Arch. de Parasit. T. 7 p. 398.

LINGARD and JENNINGS (1904): Piroplasmosis in India. Indian Med. Gazette Vol. 39 p. 161.

LITTLEWOOD, W. (1915): Annual Report of the Veterinary Service for the year 1914. Ministry of Agriculture, Egypt.

M'FADYEAN and STOCKMAN, S. (1911): A new species of Piroplasm found in the blood of British cattle. J. of comp. Path. Vol. 24 p. 340.

NICOLLE, C. (1907): Sur une piroplasmose nouvelle d'un rongeur (Ctenodactylus gondi). Arch. de l'Inst. Pasteur de Tunis T. 4 p. 216.

NUTTALL, G. H. F. (1910): On Haematozoa occurring in wild animals in Africa etc. Parasitology Vol. 3 p. 108.

— (1912): Note on Rossiella rossi (NUTTALL 1910) occurring in the jackal in British East Africa. Parasitology Vol. 5 p. 61.

— and GRAHAM-SMITH, G. S. (1908): The mode of multiplication of Piroplasma bovis and P. pitheci in the circulating blood compared with that of P. canis, with notes on other species of Piroplasma. Parasitology Vol. 1 p. 134.

— und STRICKLAND, C. (1910): Die Parasiten der Pferdepiroplasmose resp. der „Biliary Fever". Zbl. f. Bakt. I. Orig. Bd. 56 S. 524.

— and STRICKLAND, C. (1912): On the occurrence of two species of parasites in equine „Piroplasmosis" or „biliary fever". Parasitology Vol. 5 p. 65.

OLLWIG, H. und MANTEUFEL, P. (1912): Die Babesien. In VON PROWAZEK, Hdb. d. path. Protozoen, 5. Lief. S. 517.

PASCHER, A. (1917): Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. Arch. f. Protistenk. Bd. 38 S. 1.

PATTON, W. S. (1910): Preliminary report on a new piroplasm („Piroplasma gibsoni" sp. nov.) found in the blood of the hounds of the Madras Hunt and subsequently discovered in the blood of the jackal „Canis aureus". Bull. Soc. Path. exot. T. 3 p. 274.

PESTANA, B. RANGEL (1910): O. nambyuvu. Rev. med. de Sao Paulo p. 423.

PHILLIPS, J. Mc J. and Mc CAMPBELL, E. F. (1908): Infectious Jaundice due to Piroplasma commune. Zbl. f. Bakt. Bd. 47 S. 592.

PIANA e GALLI-VALERIO (1895): Sul di infezioni del cane con parasiti endoglobulari nel sangue. Moderno Zooiatro Nr. 9.

PRIESTLEY, H. (1915): Theileria tachyglossi (n. sp.) a blood parasite of Tachyglossus aculeatus. Ann. Trop. Med. and Parasit. Vol. 9 p. 233.

RODHAIN, J. (1916): Note sur les Trypanoses et les Piroplasmoses des grands animaux de l'Ouellé. Bull. Soc. Path. exot. T. 9 p. 95.

ROSS, P. H. (1905): A note on the natural occurrence of piroplasmosis in the monkey (Cercopithecus). Journ. of Hygiene Vol. 5 p. 18.

SMITH, TH. and KILBORNE, F. L. (1893): Investigations into the nature, causation, and prevention of Texas on Southern cattle fever. U. S. Dept. of Agr. Bur. of Animal Industry. Bull. No. 1.

STARCOVICI, C. (1893): Bemerkungen über den durch BABES entdeckten Blutparasiten usw. Zbl. f. Bakt., I. Orig. Bd. 14 S. 1.

THEILER, A. (1904): East coast fever. Rept. of Transvaal Dept. of Agr. p. 133.

— (1904): Die Piroplasmose des Maultieres und des Esels. Ztschr. f. Tiermed. Bd. 8 S. 382.

— (1906): Piroplasma mutans n. spec., and the disease caused by it. Transvaal Dept. of Agr., Rept. of Govt. Vet. Bact. p. 3.



Theiler, A., Gray, C. E. and Power, W. M. (1914): Diseases transmitted by ticks; their classification, treatment and eradication, 10. Intern. Vet. Congress London.

Todd, J. L. and Wolbach, S. B. (1912): Parasitic Protozoa from the Gambia. Journ. of Med. Res., Vol. 26 p. 195.

Wandolleck, B. (1895): Pyrosoma bigeminum. Zbl. f. Bakt. I. Orig. Bd. 17 S. 554.

Wenyon, C. M. (1908): Third Report of the Wellcome research laboratories of the Gordon memorial college Khartoum, p. 152.

Yakimoff, W. L. (1909): Die Zecken und Piroplasmen des Igels. Zbl. f. Bakt. Orig. Bd. 52 S. 472.

— et Nina Kohl-Yakimoff (1911): Piroplasmose des Zébus et de leurs produits de croisement en Tunisie. Bull. Soc. Path. exot. T. 4 p. 451.

—, Schokhor, N. J., Koselkine, P. M. et Paroisky, P. S. (1917): Maladies animales du Turkestan russe à parasites endoglobulaires. Bull. Soc. Path. exot., T. 10, p. 302.

(Aus einem k. u. k. Feldspital.)

Amöbenfärbung.

Von
Dr. **Emil Wiener.**

Unter den Methoden der Amöbenfärbung nimmt die der feuchten Fixierung in den letzten Jahren den ersten Platz ein. Indes geben auch Trockenmethoden gute Resultate. Vorausgesetzt, daß bei denselben vorsichtig vorgegangen wird.

Zunächst ist darauf zu achten, daß der zu untersuchende Stuhl stets sofort nach dem Absetzen untersucht werde, da die Amöben häufig schon nach wenigen Stunden, ja noch früher zugrunde gehen. Das zu untersuchende Schleimstückchen muß vorsichtig vom Stuhl mit der Öse abgehoben werden und ohne den Objektträger mit derselben zu berühren langsam über denselben hingezogen werden. Dadurch entsteht eine schmale bandartige fast durchsichtige Spur, welche man zunächst eintrocknen läßt, sodann schlägt man folgendes Verfahren ein.

1. Fixierung mit Methylalkohol.

2. Fünf Minuten in 1 proz. Jodtinkturlösung, Umschwenken in Wasser, abtropfen lassen.

3. Löfflers Methylenblau, $1^1/_2$ Minuten; neuerdings Umschwenken in Wasser, abtropfen lassen.

4. Konzentrierte Eosinlösung, welche mit Wasser 1 : 3 verdünnt wird, eine Minute, Umschwenken, zwischen Fließpapier trocknen.

Die Kontrastfärbung von rot und blau erscheint wie bei der Giemsafärbung, die Amöbeneinschlüsse zum Teil dunkelviolett, ebenso die Kerne, welche besonders deutlich differenziert sind.

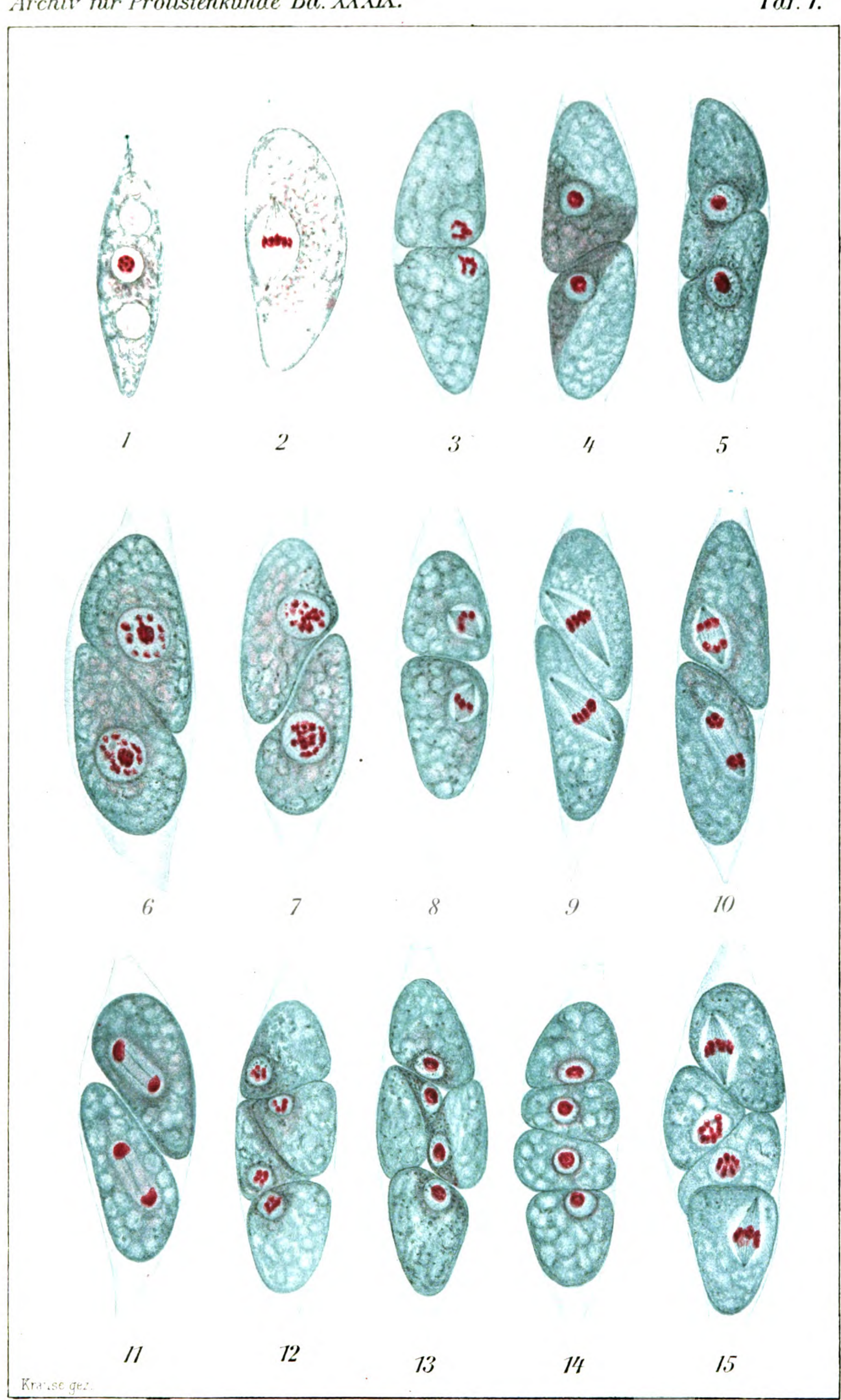
Die Methode erwies sich als brauchbar, wie durch das stets kontrollierende Dunkelfeldpräparat festgestellt wurde.

Dieses ist gleichfalls vorsichtig herzustellen, sofort nach Absetzen des Stuhles in der oben erwähnten Weise das abgehobene Schleimflöckchen in den auf dem Objektträger befindlichen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung mehrere Male vorsichtig einzutauchen, das Deckglas sehr vorsichtig aufzulegen, sodann mit leichtem Druck die Flüssigkeitsschichte auseinander zu drücken. Stellt man aus mehreren Schleimflöckchen desselben Stuhles eine Anzahl Präparate in der erwähnten Weise her, so werden vorhandene Amöben der Beobachtung kaum entgehen; ohne die Dunkelfeldkontrolle können wohl auch Verwechslungen mit Leukozyten, Epithelzellen u. a. vorkommen.

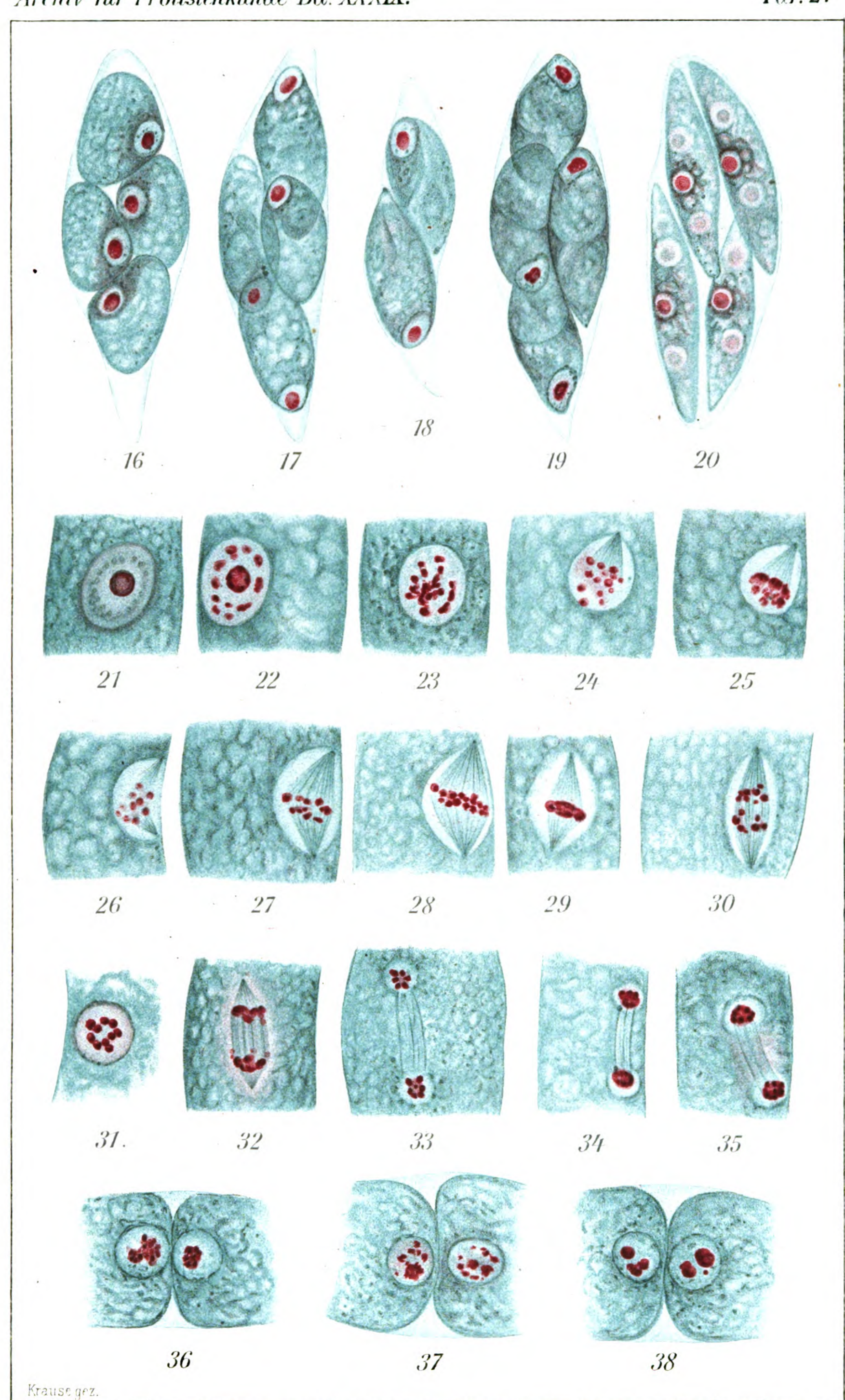
* * *

Diese Methode wurde auch bei Trockenfärbungen von Malariaplasmodien verwendet. Dabei erschienen die bei der Giemsa-Methode rot gefärbten Körnchen dunkelviolett braun, der übrige Teil der Plasmodien einförmig weißgelblich, so daß die dunkeln Körner auf dem hellen Grund besonders deutlich hervortreten. Die jodgefärbten Körner zeigen auch häufig gut abgegrenzte Körnung, bzw. helle und dunklere, gegeneinander abgegrenzte Partien.

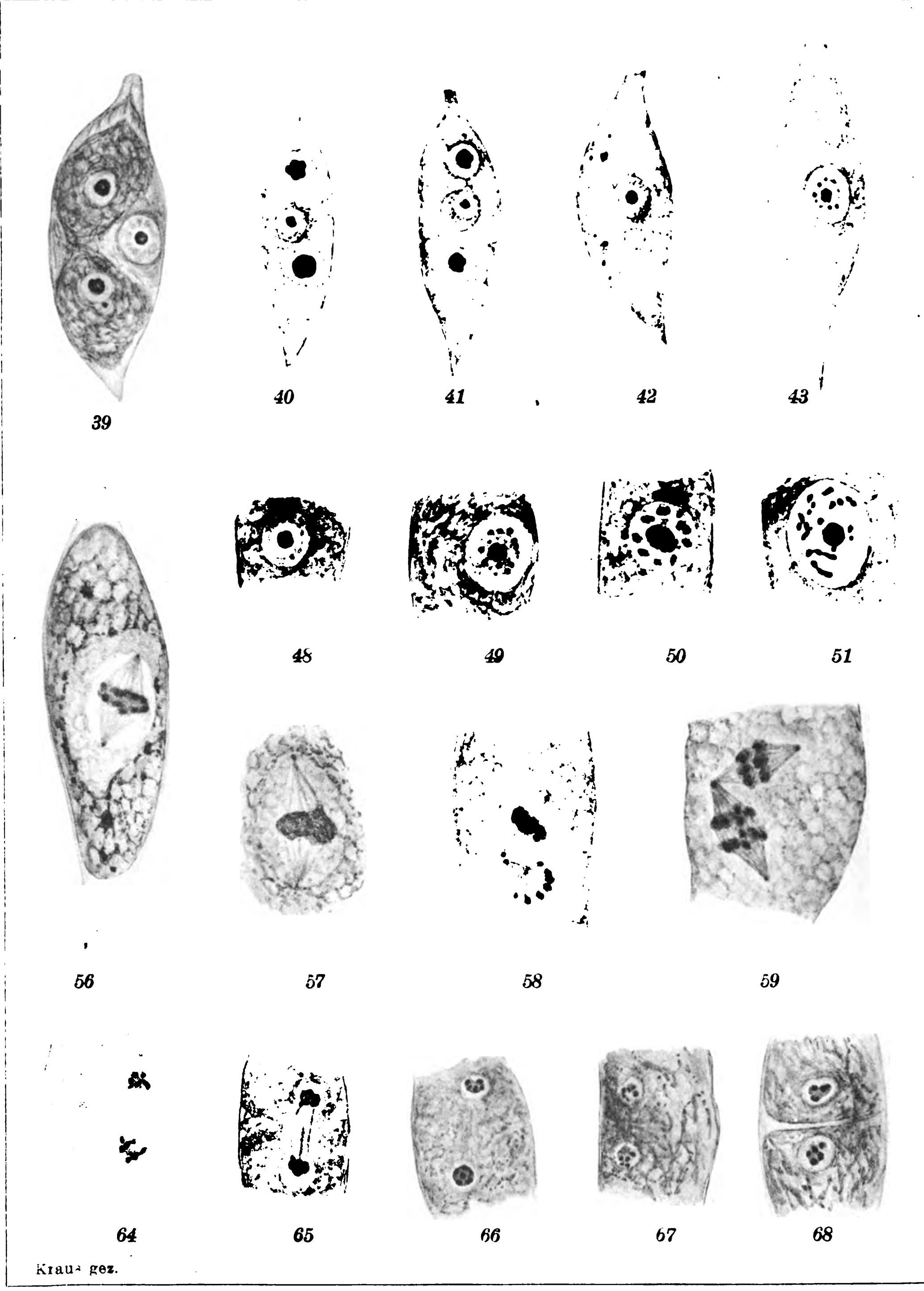
Die Färbung kann in 10 Minuten vollendet sein.



Hartmann Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith Anst v. A. Giltsch, Jena.



Hartmann Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



Hartmann

Verlag von Gustav



J. B. Obernetter, München, repr.

Fischer in Jena.



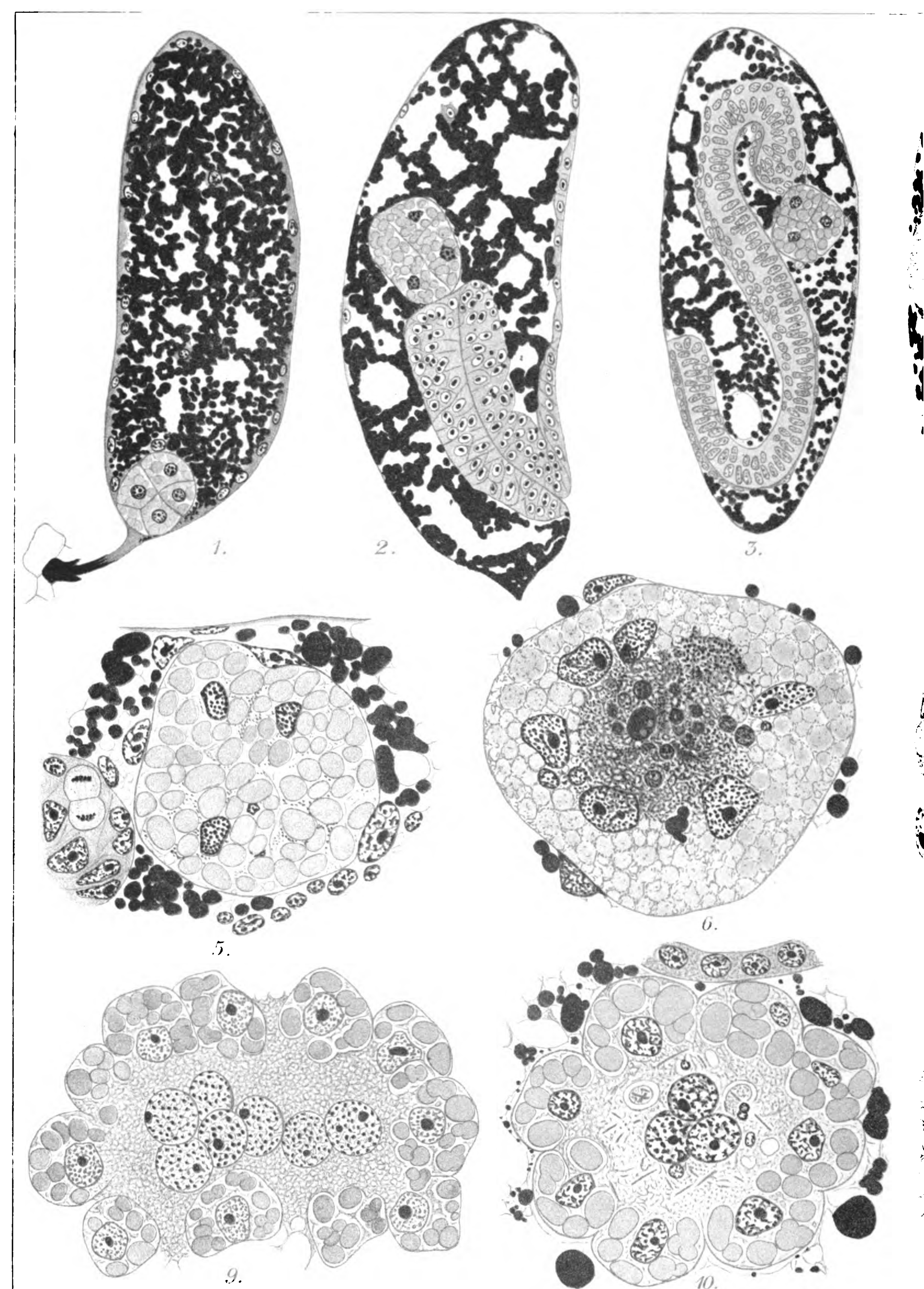
Buchner gez.

Verlag von Gustav



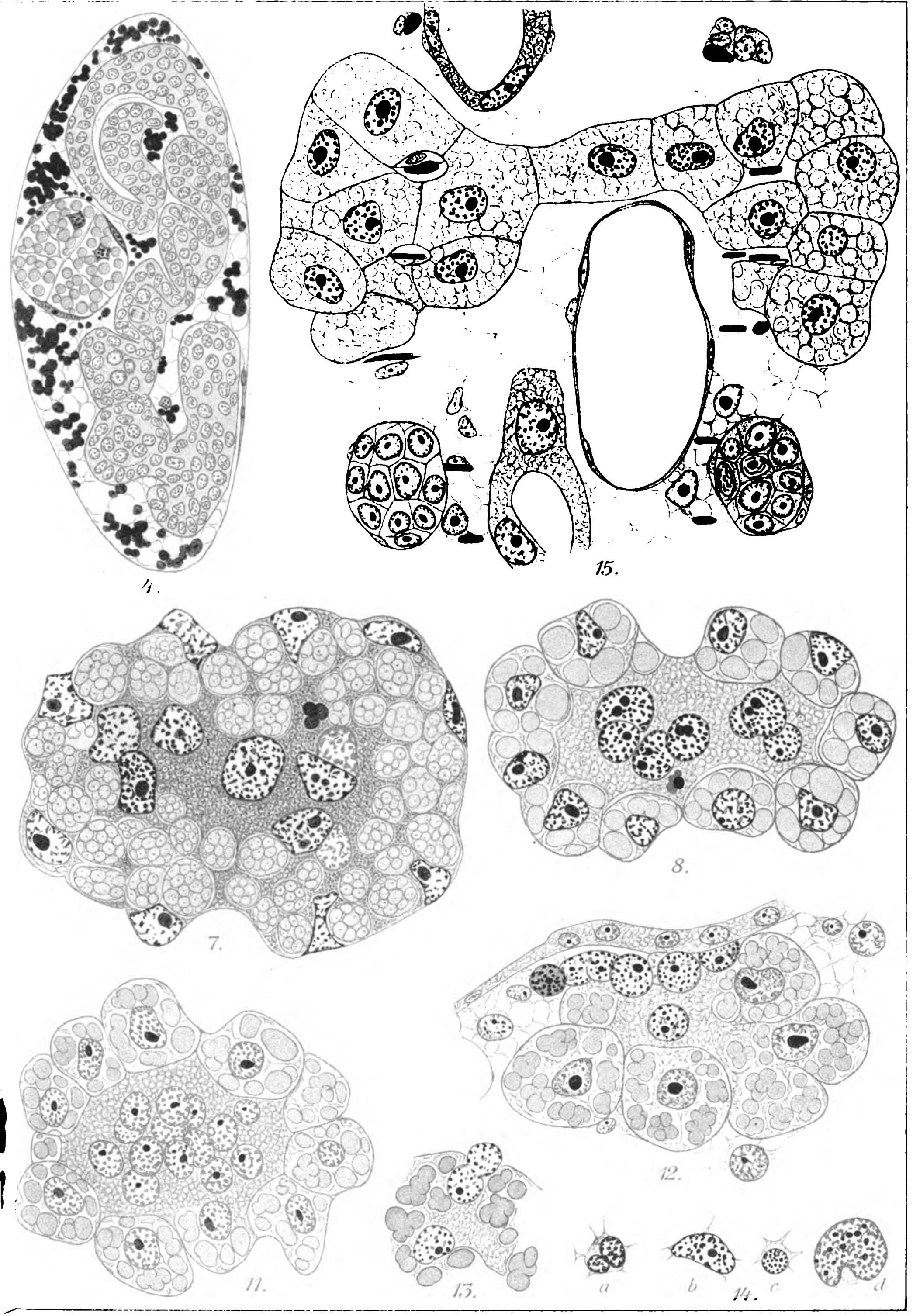
Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



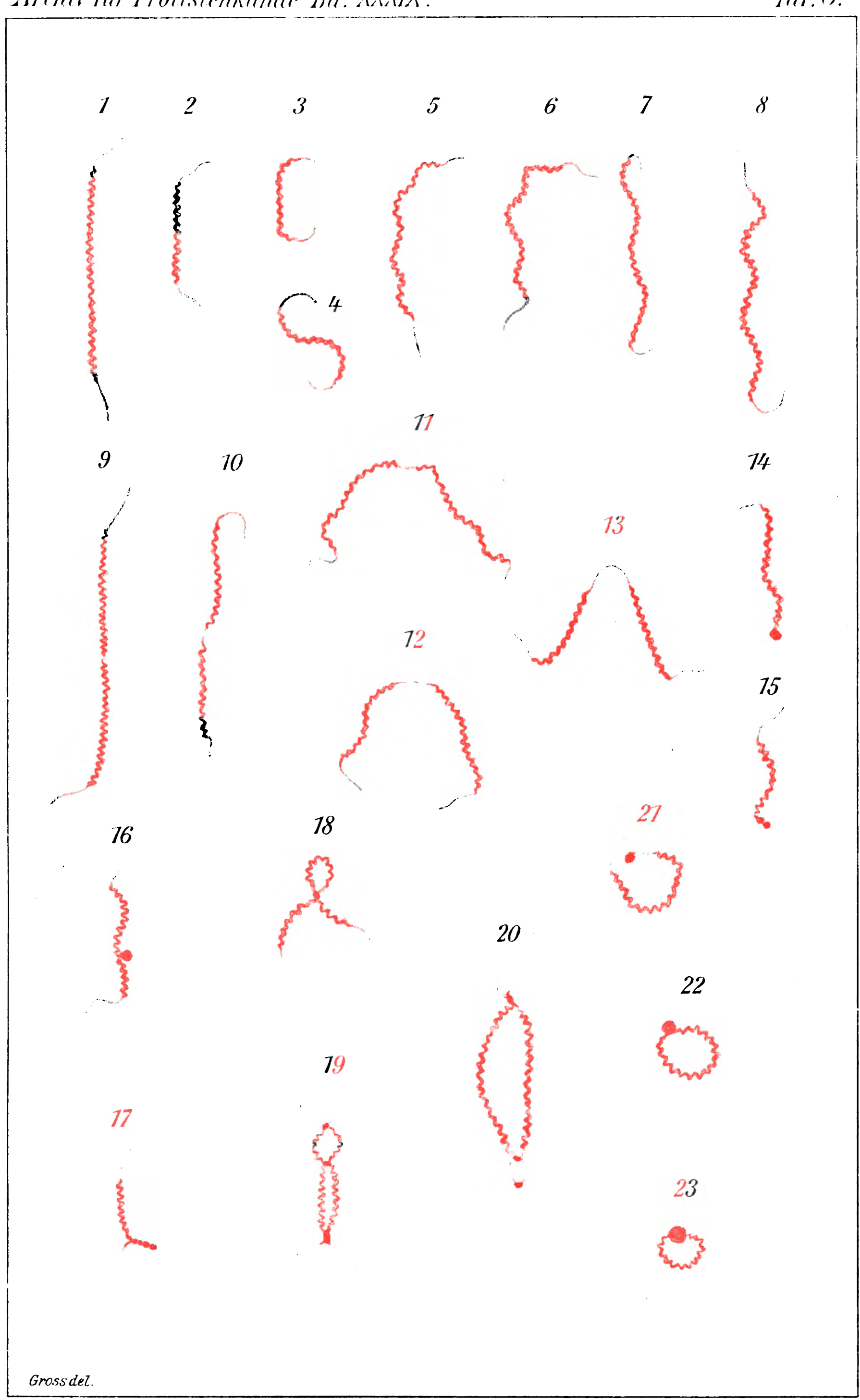
Buchner gez.

Verlag von Gustav F



Fischer in Jena

Lith. Anst. v. E. Wesser, Jena



Gonder u. Gross.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

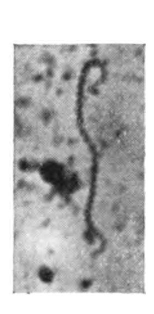


Fig. 1.

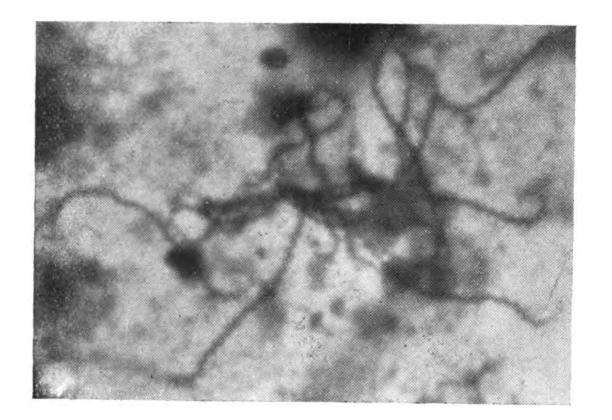


Fig. 2.

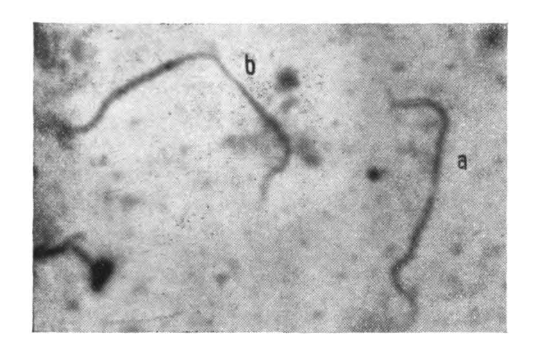


Fig. 3.

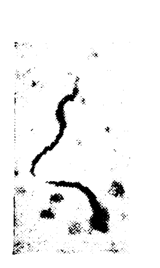


Fig. 4.



Fig. 5.

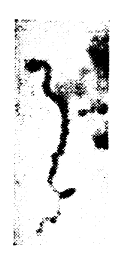


Fig. 6.

Gonder u. Gross. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

Über die Teilungsvorgänge verschiedener Trichomonaden und ihre Organisation im allgemeinen.

(Zugleich eine Kritik der Arbeit von Kofoid und Swezy: Mitosis and multiple fission in Trichomonad flagellates. Proc. Am. Ac. A. a. Sc. Vol. 51, No. 8, Nov. 1915.)

Von
Max H. Kuczynski.

(Hierzu Taf. 8—14.

In früheren Untersuchungen (dieses Archivs Bd. 33, 1914) habe ich versucht, eine etwas klarere Vorstellung von der Organisation der Trichomonaden zu entwickeln als sie damals der Literatur zufolge bestehen konnte.

Zwar hatten verschiedene Forscher wertvolles Material zur Kenntnis dieser komplizierten Organismen zusammengetragen, jedoch erschien das Gesamtbild durch die sich kreuzweise widersprechenden Angaben und Ansichten wenig klar.

Jedenfalls gab die Arbeit von C. H. Martin und Muriel Robertson (1910 Further observations on coecal parasites of fowls etc. Am. J. micr. Sc. Vol. 57) ein in großen Zügen richtiges Bild, das sich etwa auf folgende Formel bringen läßt:

1. Der Kern teilt sich mittels einer sehr modifizierten Mitose. In den Prophasen von *Trichomonas eberthi* sind 8 chromatische Anhäufungen unterscheidbar, die sich später zu 4 kondensieren (Taf. 13, Fig. 39 u. 40). Die Kernmembran löst sich auf. In den Telophasen lassen sich jederseits 4 doppelte Massen zählen. Die Abbildungen sind etwas spärlich, die Angaben sehr zurückhaltend.



2. Der Randfaden der neuen undulierenden Membran stellt eine Neubildung dar. Die Geißeln splittern einesteils vom Randfaden der alten undulierenden Membran ab, teils entstehen sie als selbständig wachsende Auswüchse vom Blepharoplasten aus. („The new free flagulla are split successively from the edge of the undulating membrane.“) Die neuen Geißeln sind zunächst untüchtig („trail behind the animal“), darauf beruht die eigenartig unregelmäßige Bewegung der Teilungstiere.

3. Das alte Axostyl wird aufgelöst und in beiden Tochtertieren, ohne daß dies allerdings klar beobachtet wurde, neugebildet.

Diese Angaben stellen bereits einen wesentlichen Fortschritt dar gegenüber denen Dobells (1909) (Researches on intestinal protozoa of frogs and toads. J. micr. Sc. Vol. 53). In entsprechende Form gebracht lauten diese:

1. Während der Teilung verdichtet sich das Chromatin zu einigen wenigen großen unregelmäßigen Klumpen, deren Zahl wechselt und schwer zu zählen ist. Ungefähr 6 an Zahl. „They cannot justly be called chromosomes.“ Die Kernmembran löst sich auf. Es kann eine Spindelfigur entstehen. Der Chromatinhaufe teilt sich. Jede Hälfte wandert polwärts.

2. Die undulierende Membran wird durch Aufspaltung verdoppelt. Die neuen Geißeln entstehen — ebenso wie die Schleppgeißel der *Trichomastix*[1]) — als selbständig wachsende Auswüchse vom Blepharoplast aus.

3. Die Centrodesmose der Blepharoplaste wird zum Axostyl, welches durch quere Durchtrennung die Tochteraxostyle liefert. Das alte Axostyl geht mithin zugrunde. (Diese Annahme wurde bereits früher von Prowazek gemacht (vgl. 1907, M. Hartmann und S. v. Prowazek, Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Ein Beitrag zu der Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle. A. f. Prot. Bd. 10).[2])

---

[1]) Wenn die Schleppgeißel, wie allgemein angenommen wird, das Homologon der undulierenden Membran darstellt, derart sogar, daß nach der bisher keineswegs erwiesenen Annahme Doflein's sogar durch Loslösung der undulierenden Membran einer *Trichomonas* eine *Trichomastix* entstehen kann, so ist es wunderbar, daß ein Gebilde bei der „*Trichomonas*-Form“ durch Abspaltung, bei der „*Trichomastix*-Form“ dagegen durch Auswachsen entstehen soll. Vgl. dazu meine Ausführungen 1914 S. 125.

[2]) „Die vermutlich mit dem Centriol in Zusammenhang stehende Rippe (Achsenstab) ist eine Art von Zentralspindel und geht in die Rippe des Tochtertieres über“, l. c. S. 327.



Diesen beiden Arbeiten gesellt sich als dritte die ältere Arbeit WENYON's zu (1907, Observations on the Protozoa in the intestine of mice. A. f. Prot. Suppl. I).

1. Im Kern treten 6 Chromosomen auf. (Wenig klare bildmäßige Belege.) Jedes teilt sich durch hantelförmige Durchschnürung in zwei. Die Kernmembran, die erhalten bleibt, schnürt sich ein, jeder Tochterkern übernimmt eine Hälfte der geteilten Chromosomen.

2. Der gesamte Geißelapparat, undulierende Membran und Stützfibrillen entstehen im wesentlichen als Neubildung in dem einen Tochtertier.

3. Das Axostyl teilt sich längs und zuletzt.

Ich selbst glaubte auf Grund meiner eigenen Beobachtungen (1914, Untersuchungen an Trichomonaden A. f. Prot. Bd. 33) folgende Darstellung der wesentlichen Verhältnisse geben zu können:

1. Die Kernteilungsvorgänge verlaufen bei erhaltener Kernmembran (vgl. WENYON). Im Prophasenkern bilden sich aus dem Kernretikulum oder mehr zusammengelagert („an einem Nucleolus") 8 chromatische Massen, welche sich metaphatisch zu 4 Chromosomen vereinigen. Diese unterliegen einer Längsspaltung (vgl. MARTIN und ROBERTSON für *Trichomonas eberthi*). Die Prophasenchromosomen sind granulär zusammengesetzt und zeigen häufig deutliche Längsspaltung. Konstante Größenunterschiede der Einzelchromosomen wurden nicht beobachtet.

2. Der Angelpunkt der Organisation ist der Basalkörper (sog. Blepharoplast der Autoren) von dem alle fibrillären Gebilde und das Axostyl ausgehen. Diese verändern ihre elastische Gestalt durch die Aktivität des Protoplasmas. Der gesamte Geißelapparat bleibt bei einem Tochtertier unter Regeneration einer oder zweier Geißeln, die der durch Teilung des alten entstandene zweite Basalkörper übernimmt, während dieser alle ihm fehlenden Fibrillen selbständig von sich aus bildet (vgl. WENYON). Die Centrodesmose der Basalkörper verschwindet am Ende der Teilung.

3. Der Achsenstab ist ein formgebendes elastisches Gebilde und dient zugleich der Festheftung. Er wird im Verlauf der Teilung aufgelöst. Jedes Tochtertier bildet einen neuen Achsenstab vom Basalkörper aus (vgl. MARTIN und ROBERTSON).[1])

[1]) Nachtrag bei der Korrektur: Insoweit befand und befinde ich mich noch in ausgezeichneter Übereinstimmung mit JANICKI, dessen GRASSI'schen Teilungstyp sich auch die Trichomonaden zwanglos einfügen. Nur in bezug auf die Entstehung der Achsenstäbe bestehen grundsätzlich erscheinende Unterschiede in Befunden und Darstellung.

Diese Zusammenstellung kennzeichnet etwa den Stand der Kenntnisse über Trichomonaden bis zum Erscheinen einer neuen cytologischen Abhandlung von Kofoid und Swezy (1915, Mitosis and multiple fission in Trichomonad flagellates, Proc. Am. Ac. Arts. Sc. Vol. 51).

Diese Autoren bestätigen z. T. bereits vorliegende Angaben der Literatur, z. T. gelangen sie zu Schlüssen, die neu erscheinen. In dem von ihnen entworfenen Bild haben sie aus jeder der angeführten Arbeiten die eine oder die andere Auffassung entnommen und mit eigenartigen neuen Befunden zu einem Ganzen gefügt, welches so durchaus zu meinen eigenen Ergebnissen in Widerspruch steht, daß eine erneute kritische Untersuchung sehr wünschenswert erscheinen muß. Ein kurzer Urlaub gab mir Gelegenheit, mein reiches Präparatenmaterial, das ich vor dem Kriege in Fortführung meiner Arbeiten gesammelt hatte, auf seine cytologische Verwertbarkeit zu prüfen, um möglicherweise die von den Autoren neu aufgeworfenen Fragen der Lösung näherzuführen.

Ich konnte auch diesmal sowohl Hämatoxylin-, wie Eisenhämatoxylinpräparate nebeneinander untersuchen, ohne daß das Ergebnis in beiden Fällen verschieden ausfiel. Wenn auf den Tafeln fast nur mit Beize behandelte Tiere zur Abbildung gelangen, so geschieht dies im wesentlichen, weil bei dieser Färbung infolge der reichen Kontraste, die sie zum Ausdruck bringt, die Gesamtorganisation des dargestellten Tieres ganz unvergleichlich klarer herauskommt als bei irgendeiner anderen Färbung, es sei denn gut abgestufter Giemsa-Färbung, gegenüber der sie bessere Herausarbeitung kleinster Elemente (z. B. der Chromosomen) sowie größere technische Sicherheit und Leichtigkeit voraus hat. Jedoch hoffe ich bald in anderem Zusammenhang Gelegenheit zu finden, auch mit dieser Methode die Organisation der Trichomonaden und Verwandten darzustellen. Voraussetzung für die Verwertbarkeit der E.-H.-Methode ist natürlich beste Fixierung und weitgehende Differenzierung unter steter Kontrolle guter Immersionssysteme, am besten $^1/_7$" Zeiss, weil sonst benachbarte Chromosomen z. B. verbacken und einheitliche Gebilde vortäuschen, so daß dadurch die Zahl der Chromosomen im Sinne einer Verringerung gefälscht wird. Außerdem wird dadurch z. B. in der frühen Prophase bei unserm Objekt die Struktur von Kern und Plasma leicht so verdeckt, daß darauf ganz trügerische Spekulationen gegründet wurden (Dobell: l. c. Pl. 2 Fig. 5, 6 „chromatische Spindel vor Sichtbarwerden der chromatischen Klumpen, Kofoid und Swezy: l. c. Pl. Fig. 49 u. a. siehe später!). Gerade hierfür hat

sich die stete Kontrolle an Präparaten bewährt, welche mit DELAFIELD-schem Hämatoxylin gefärbt waren. Ich habe kürzlich in diesem Archiv bereits auf die Notwendigkeit hingewiesen, nur beste frisch verdünnte Hämatoxylinlösungen für die E.-H.-Färbung anzuwenden. Persönlich habe ich von alkoholischen Lösungen, die ich seit DOBELL's Empfehlung mehrfach zu erproben Gelegenheit hatte, keinen Vorteil gegenüber der vorzüglichen von KLÖNNE und MÜLLER bezogenen alten HEIDENHAIN'schen Lösung gesehen, wie auch die von ROSENBUSCH empfohlene Modifikation mir für Flagellaten keineswegs bessere Resultate geliefert hat als die Originalmethode.

Über die Reproduktion muß ich bemerken, daß ich auch diesmal nicht gewagt habe, durch Stilisierung den Eindruck hervorragender Deutlichkeit der Bilder hervorzurufen.

Wer die Organisation der in Frage stehenden Tiere aus eigener Erfahrung kennt, wird sich gleich mir des Eindrucks nicht erwehren können, daß viele Abbildungen der Literatur durch unnatürliche Verschärfung der Kontraste, der linearen Abgrenzungen, durch völligen Verzicht auf plastische Wiedergabe wenig getreu wirken.[1])

Die Organellen jedes Tieres gelangten, soweit es irgend ging, zur Darstellung, wenn auch besonders bei der Darstellung der Geißeln nur das gezeichnet wurde, was ganz sicher erkennbar war. Bei dieser Arbeit stand mir die Malerin ROSE EISNER, Berlin, mit unermüdlichem Fleiß und bewunderungswertem Verständnis zur Seite.

Anknüpfend an die Befunde von PERTY 1852, EBERTH 1861, MARTIN und ROBERTSON 1909 hatte ich 1914 erneut darauf hingewiesen, daß die Trichomonaden typische Bewohner des Mukus sind, welcher die Darmschleimhäute in dünner Schicht überzieht.

Dazu leitet ohne weiteres die vergleichende Untersuchung der Darmwand und des Darminhaltes, überzeugend auch das Studium des Verhaltens diese Organismen, wie ich es durchzuführen versucht habe.

Die Trichomonaden sind Allerweltswesen. Vielleicht weil sie in so außerordentlich vielen Tieren ihr Fortkommen finden, Tieren, die sie mit sich tragen und bei Gelegenheit, z. B. bei Darmkatarrhen, massenhaft in ihre Umgebung entleeren, ständig auch einzelne Exemplare

---

[1]) Gerade die Verschiedenheit der Ansichten über die Genese der Achsenstäbe steht in starkem Gegensatz zu der Sicherheit, die einige Abbildungen zu gewähren scheinen, aber in gutem Einvernehmen mit der großen Unklarheit der sog. beweisenden Bilder, deren Schärfe nur durch die mangelnde Analyse und entsprechend durchgeführte stilistische Vereinfachung erreicht sein kann.



meist encystiert mit dem Kot absetzen. Von hier gelangen sie dann leicht in neue Wirtstiere und so fort. Sie können ihr leichtes Gedeihen in den Därmen vielleicht ihrem dazu wie geschaffenen Habitus verdanken, vielleicht aber, und die Entscheidung ist schwer zu erbringen, stellen sie wirklich an das Leben im Darm angepaßte Formen dar, in dem Sinne, daß das halb parasitäre Leben sich ihrem Leib, ihn modelnd, aufschreibt. Darüber können nur genaue Experimente Aufschuß geben. Ich werde darüber in anderem Zusammenhang berichten. Jedenfalls lassen sich Stufenreihen der Entwicklung innerhalb der Gruppe und der Gattungen aufstellen. Es ist, wie schon früher von mir betont ist, heute eine mißliche Angelegenheit, allzuviel Arten voneinander abzugrenzen, weil der Aufenthalt in verschiedenen Wirtstieren eine Fülle geänderter Lebensbedingungen mit sich bringt, die sich im Teilungsrhythmus, Größe, aber auch in der Ausbildung verschiedener Organelle sehr deutlich zeigen können. Schon geringe kasuistische Erfahrung lehrt, daß es z. B. ganz unmöglich ist, von einer Art zu sagen, sie führt Vakuolen mit Inhalt, von einer anderen, sie führt solche ohne Inhalt und darauf eine Differentialdiagnose zu gründen, wie dies Kofoid und Swezy (l. c. p. 354 Anm.) z. B. für *Tr. augusta* und *Tr. batrachorum* versuchen.[1]) So kann zuweilen sogar der Achsenstab von *Tr. muris* eine Andeutung eines Capitulums haben und kann, wenn auch viel schwächer ausgebildet als es bei *Tr. augusta*, *eberthi*, *mirabilis* die Regel ist, Achsenstabgranula führen (vgl. V, 64, 68 auch 70).

[1]) Der Vergleich der in Tafel V, 61 und VII, 97 u. 98 abgebildeten Tiere zeigt aufs deutlichste die artlichen Unterschiede zwischen *Trichomonas augusta* und *batrachorum*. Es ist daher die Annahme unberechtigt, es könnte *Trichomonas augusta* und *batrachorum* identisch sein (Doflein's Lehrbuch p. 567, Fig. 553, Janicki 1915, zitiert bei K. u. S. p. 304 Anm.). Die in Frage stehende Abbildung zeigt, wie auch ein Vergleich mit meinen Bildern lehrt, eine typische *Trichomonas batrachorum*.

Die wesentlichsten Unterschiede sind			
Tr. augusta	Achsenstab kernwärts kelchartig aufgetrieben mit groben Granulationen in seinem Innern	Parakostale, „spezifische" Granula fehlen	Undulierende Membran niedrig aber sehr stark gewunden Basalfibrille des entwickelten Tieres kräftig
Tr. batrachorum	schlanker Achsenstab ohne Granulation	sehr zart in mehreren Reihen dem Verlauf der Basalfibrille folgend	hoch in wenigen flachen Windungen, Basalfibrille zart.

Die Trichomonaden sind sehr bewegliche Tiere. Im Schwimmen ist ihr Körper langgestreckt, die undulierende Membran, deren Verlauf am Körper, wie früher geschildert, dauerndem Wechsel unterliegen kann, mit der ev. vorhandenen Basalfibrille (chromatischen Basis) stark schraubig gedreht, wie dies in den Fig. 61 u. 63 Taf. V gut zum Ausdruck kommt. Ein nicht ganz schnell fixierter oder sehr dünner Ausstrich zeigt leicht überhaupt keine Tiere, die den Zustand der freischwimmenden Individuen in dieser durch Lebendbeobachtung als richtig erwiesenen Art und Weise fixiert zeigen Am Tier der Fig. 61 ist auch die eigenartige propellerartige Knickung des distalen Drittels der Geißeln schön fixiert, sie bringt den Zustand der sog. „Peitschengeißel" zum Ausdruck, worunter verstanden wird, daß das freie Ende der Geißel stärker schlägt, bei relativer Ruhe des basalen Abschnittes, ein Zustand, der aber nicht die regelmäßige Geißeltätigkeit der Trichomonaden darstellt. Für diese sei auf meine früheren Darstellungen verwiesen.

Ich konnte auch zeigen, daß die jeweilige Gestalt des Tieres das Ergebnis des Zusammenwirkens verschiedener Kräfte darstellt. Man gewinnt den Eindruck, als härte sich unter dem Einfluß der Schwimmbewegung der Periplast. In gut fixierten Präparaten sieht man demgemäß nicht selten direkt Knickungen des Plasmaleibes quer zur Längsachse, auch Buckel und Dellen der Oberfläche. Ähnliches sieht man bei den plötzlichen Wendungen der Tiere, wenn man sie lebend beobachtet. Diese Starre der Hautschicht verliert sich dagegen sehr häufig bei den Tieren, die man mit oder ohne Zusatz von Verdünnungsflüssigkeiten auf einem Deckglas zur Fixierung ausgestrichen hat, weil sie gezwungen sind, sich einem Untergrunde mehr oder minder innig anzuschmiegen. Unter ähnlichen Bedingungen kann man wieder am lebenden Tier beobachten, daß sich der Körper grotesk biegt und windet, „so daß man bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck des Kriechens erhalten kann". Diese Individuen sind dann öfters „etwas abgeflacht, so daß es den Anschein hat, als schmiege sich das Tier der Unterlage an". Diese festgesetzten Tiere behalten und benutzen aber alle lokomotorischen Organe, sowie die undulierende Membran, die wahrscheinlich hier allein ihre Funktion ausüben kann, sie gehen in der nächsten Minute wieder in die sog. Schwimmform über (Kuczynsky 1914 l. c. p. 159/160).

Den gleichen Vorgang haben Kofoid und Swezy beobachtet. Ich lasse ihre Schilderung folgen: „These (individuals) are usually somewhat rounded up and are often of the larger size. They are on

the surface of the glass with flagella and undulating membrane in full activity. In addition to this the axostyle itself keeps up a vigourous lashing from side to side, sometimes constant, sometimes intermittent, changing its position actively as a slout flagellum from one side to the other, bending and curving as it lashes about, now parallel to the membrane, and now away from it, with constant readjustments of the vacuoles among which it moves". Die Autoren betrachten das Axostyl „als eine Geißel, die in ihren Bewegungen durch das umhüllende Protoplasma gehemmt ist, sowie durch die Masse ihrer eigenen Substanz" (?), aber nichtsdestoweniger „unabhängig und energisch" tätig ist. „Some progression over the substrate may occur, by reason of the rotation of the body, but the whole surface is evidently more or less adhesive. Under these conditions the axostyle is anything but an organ of fixation." („Somit ist der Achsenstab alles andere als ein Organ der Festheftung.")

Die Autoren gelangen zu diesem Schlusse, wie wohl aus der Gegenüberstellung hervorgeht, auf Grund der gleichen Beobachtungen, die auch ich gemacht hatte. Das scheinen sie selbst allerdings nicht bemerkt zu haben. Da ihre eigenen Lebenduntersuchungen anscheinend unvollkommen geblieben sind, schließen sie unbedenklich, daß das Axostyl eine intraplasmatische Geißel für die Bewegung in einem zähen Medium darstellt.

Es wäre nicht allzuschwer diese Darstellung der Autoren zu zerpflücken und auf Lücken wie auf innere Widersprüche der Darstellung hinzuweisen. Ich möchte davon absehen. Auch die zur Illustration herangezogenen Abbildungen sind keine Belege für diese, wie ich schon früher betonte, nur durch Lebendbeobachtung festzustellenden Vorgänge.

Ich bin mir nicht ganz klar darüber geworden, ob die Autoren mit dieser Bewegungsform (nicht des Tieres sondern seines Plasmaleibes und der Organelle ohne sichtlichen lokomotorischen Erfolg) die von ihnen sog. „protean activity" identifizieren, welch letztere wir etwa als metabolische Formveränderungen bezeichnen würden. Es schien, als ob dies nicht der Fall ist (vgl. l. c. p. 297 u. p. 312). Es kann aber in der Tat keine Scheidung dieser Bewegungsformen in Beobachtung und Darstellung durchgeführt werden. Sollten die Verfasser aber mit der metabolischen („protean") Bewegung die von mir im Anschluß an die alten Beobachtungen BLOCHMANN's (1884, Bemerkungen über einige Flagellaten. Z. w. Z. Bd. 40) beschriebene Pseudopodienbildung meinen, so sind sie sicher ganz im Irrtum, denn diese grundverschiedenen Reaktionen haben

nichts miteinander zu tun, tritt doch letztere nur dann auf, wenn ein Tier mit einer Fläche einer festen Unterlage dicht anliegt, wie dies sehr leicht beim langsamen Antrocknen eines Präparates einmal zustande kommt. So mag auch Blochmann zu der Beobachtung gekommen sein, denn er sah diesen Zustand im Tode des Tieres enden, wogegen ich selbst allerdings unter abnormen Bedingungen ihn sich mehrfach ohne Absterben des befallenen Individuums vollziehen sah.

Es ist wohl klar, denken wir nur an die ausgeprägteste Form metabolen Formwechsels, an den der Euglenoiden — daß diese Bewegungserscheinungen nicht nur nicht das Vorhandensein einer Pellicula ausschließen, sondern eine solche sogar zur Voraussetzung haben.

Es sei auch erneut an die interessante Darstellung Goldschmidt's von *Mastigella vitrea* erinnert.

Übrigens habe ich selbst aus Vorsicht und um derartigen Irrtümern vorzubeugen, stets nur vom Periplast gesprochen und eigens, um den verschiedenen Ausbildungsgrad nicht durch einen spezielleren Ausdruck auszuschließen, die Definition hinzugefügt, welche Klebs dem Worte „Periplast" gegeben hat. Daß der Periplast zeitweilig so stark sein kann, daß direkt Knickungen der Oberfläche statthaben, die bei einer sog. nackten Amöbe natürlich unmöglich sind, habe ich eingangs bereits erwähnt. Besonders bei Hypermastiginen ist dies im Leben sehr schön zu beobachten. Ein bedauerliches Versehen ist es (wohl auf mangelhaftes Verständnis der deutschen Sprache zurückzuführen, und nicht das einzige dieser Art), wenn Kofoid und Swezy meiner Arbeit entnehmen, daß ich in einer derben (rigid) Pellicula sogar „ganz schwach angedeutete" Stütz- oder Skelettfibrillen beschrieben habe.

Wir kommen damit aber auf die Auffassung des Vorganges zurück, von dem wir ausgegangen sind, der pseudo-kriechenden Bewegung des im Schleim an Ort und Stelle arbeitenden Tieres. Bei der früheren Schilderung, welche ich von den Bewegungserscheinungen einer Trichomonade entwarf, berichtete ich, daß es mir gelang, als Folge der Geißelbewegung eigenartige Verbiegungen von Axostyl und Basalfibrille zu beobachten, welche die Stöße der Geißeln pufferartig auffingen. Ich wies darauf hin, daß infolge der Bewegung des Tieres Basalfibrille und undulierende Membran, wie auch das Axostyl Deformierungen erleiden, die nach kurzer Zeit wieder rückgängig gemacht werden. Daraus läßt sich auf elastische Eigenschaften schließen, denn diese Fähigkeit, aufgezwungene Gestalts-

veränderungen nach Wegfall einwirkender Kräfte zu beseitigen, heißt ja Elastizität. Nur besteht nach meiner Meinung ein gewichtiger Unterschied zwischen der Basalfibrille (chromatische Basis, Costa) und dem Achsenstab in dieser Hinsicht, insofern erstere ein starres biegungselastisches Gebilde ist, von Alexeieff mit Recht mit einem Peitschenstiel verglichen, dieser aber einen großen Teil seiner Bedeutung dadurch empfängt, daß er am Anfang wie am Ende mit dem Periplast verbunden ist, am Anfang dadurch, daß er sich dem Basalkörper fest anfügt, dem Orte seiner Entstehung (Kuczynski 1917 p. 187), am Ende durch eine feste Verlötung mit der Oberflächenhaut des Tieres, dort oft verdickt (Granula bzw. Schlußring, und die Oberfläche als Stachel überragend. Fig. 1, 2, 4, 5, 6, 61, 90 zeigen, wie der Achsenstab vorne von dem mehr oder minder großen Basalkörper[1]) abgeschlossen wird, am Stachelende hängt er trotz der

[1]) Die Größe des Basalkörpers schwankt erheblich, zuweilen erscheint eine zentrale sich stark tingierende Masse von einem lockeren Mantel umgeben (V, 61), zuweilen erkennt man in ihm distinkte Körnchen, die als Basalgranula der fibrillären Gebilde anzusprechen sind. Wie sich diese bei der Teilung verhalten, ist noch nicht genau beobachtet worden. Grob teilt sich der Basalkörper durch quere Durchschnürung, die Teilprodukte bleiben durch das stark färbbare Band der Centrodesmose verbunden. Dies erinnert einigermaßen an die Centrosomenteilungen der Echinodermen (z. B. Beginn der Teilung von *Echinus microtuberculatus* Boveri 1901). Auch dort ist über dem bläschenförmigen Kern das Doppelcentrosom lang stäbchenförmig ausgezogen. Ob im Basalkörper eine eigene, nur der Kernteilung vorstehende, gesonderte Substanz (Energide) enthalten ist, wofür Anzeichen vorliegen, oder ob die Gesamtheit der Basalkörner, d. i. der ganze Basalkörper Centriolfunktion ausübt, muß noch unentschieden bleiben.

Ich komme noch auf die Verwirrung zu sprechen, die der wenig gut begründete Versuch Kofoid und Swezy's anrichtete, Basalfibrille, Parabasale und Kinetonucleus zu homologisieren. Es ist natürlich nicht zulässig, die Gesamtheit der sog. Basalkörner, den von mir so genannten Basalkörper als Blepharoplast zu bezeichnen und aus seiner Teilungsart Schlüsse zu ziehen auf die Binukleatenhypothese. So wird das Lianendickicht der Nomenklatur immer undurchdringlicher. Ich habe bereits früher eine Klärung versucht und komme noch im folgenden darauf zurück.

Von einer deutlichen Abschnürung eines Centrosoms von jedem Basalkörper (K. u. S. p. 318) am Spindelpol kann keine Rede sein. Vielfach zeigt der ungeteilte Basalkörper eine ähnliche aus 2 Kügelchen zusammengesetzte Struktur, sehr häufig ist davon auch an den Spindelpolen nichts ausfindig zu machen. Die einzige als Beleg gegebene Zeichnung K. u. S. (II, 23) kann nicht als genügender Beweis angesehen werden, zumal da die Deutung außerordentlich konstruktiv klingt, daß die „Paradesmose“ (= Centrodesmose) die Basalkörner und nicht die Centren verbinden soll, während aus sehr vielen ganz klaren Präparaten hervorgeht, daß die Centrodesmose in der Tat die Spindelpole verbindet, so wie man es auch nach allgemeiner Erfahrung erwartet (vgl. z. B. diese Arbeit II, 23).

Angaben und Zeichnungen KOFOID und SWEZY's selbst dann noch durch den Schlußring usw. mit der Oberfläche zusammen, wenn er weiter als normal vorgestoßen ist. Mit dem Stachel schiebt sich dann ein dünner Kegel von Plasma über die Oberfläche des Tieres vor, wie man leicht beobachten kann. Alle gegensätzlichen Beobachtungen (?) an fixierten Tieren können (sofern sie überhaupt richtig sind), nur Verletzungen zum Gegenstand haben. Das ist erklärlich, da der Achsenstab ein Gebilde von erheblicher Festigkeit ist. Um weiterzukommen müssen wir also die Ruhelage dieser Gebilde zu ermitteln suchen, da sie — ganz wie der Muskel des lebenden Menschen — im lebenden Tier stets in einem Zustand von Spannung gehalten werden, solange sie funktionieren.

Bei der ersten Entstehung der Basalfibrille hat man oft den Eindruck eines schwachen reitersäbelartig gebogenen Faser, die zu allererst oft sogar einen körnigen Eindruck macht, allmählich erstarkt und dann sehr bald aus der primären Krümmungsebene heraus spiralig gedreht wird. Dieser komplizierte Verlauf stellt die Regel dar im schnell schwimmenden Tier, dessen Fisch- oder ellipsoidisch-torquierte Gestalt oben gekennzeichnet worden ist. In extremen Fällen kommen so Krümmungen der Basalfibrille zustande, welche an die Verhältnisse der sog. Stützfibrille des Schlundes der *Chilomastix* erinnern. Flacht sich jedoch das Tier in der beschriebenen Weise ab, so federt die Basalfibrille, so weit es geht, in ihre primäre Lage zurück, soweit nämlich, als es die Beschaffenheit des Plasmaleibes gestattet. Bereits früher wies ich darauf hin, daß man in Ausstrichen verletzte Individuen zu Gesicht bekommt, deren Basalfibrille die Körperoberfläche durchbohrt hat, wie etwa ein Knochenfragment bei einem komplizierten Bruch die Haut. Auch wurde bereits der häufig beobachteten Tatsache gedacht, daß bei Buchtungen des Leibes das freie Ende der Basalfibrille, von Plasma umkleidet, hakenartig die Körperoberfläche überragt (K. 1914 Taf. 11 Fig. 1, 7, 8 Textfig. D). Es wurde beobachtet, daß bei Festigung der Oberflächenhaut, diese hakenförmigen Fortsätze verschwanden und die Basalfibrille wieder normalen Verlauf innerhalb des Tieres nahm. Stärke und Elastizität der Basalfibrille wechseln von Art zu Art und auch während der Entwicklung des Individuums. Besonders im Falle der *Tr. augusta* sieht man in eben geteilten Tieren also an jungen Basalfibrillen (auch die persistierende kann, wie früher betont, reorganisiert (reduziert) werden, ohne zu verschwinden!) häufig wellenförmige Ausbiegungen, sowohl im Leben, als auch im fixierten Präparat (vgl. VI, 82, 84, 86, 87), die nur auf geminderter oder noch

nicht voll entwickelter Elastizität beruhen können und Seilwellen entsprechen, wobei die am Basalkörper angreifenden Geißeln die wellenerzeugende Kraft darstellen, welche den Basalkörper hin und her schleudert. Diese Bewegung teilt sich der Basalfibrille, falls diese schon dort ist, mit, wird von einer starken Fibrille aber, wie geschildert, gehemmt. Zudem bedingt in den jungen Tieren die mangelhafte Ausbildung des Achsenstabes eine ungenügende Verankerung des Basalkörpers. Es wird niemand einfallen, infolge dieser passiven Gestaltsveränderungen der Basalfibrille, die jederzeit beobachtet und erschlossen werden können, für diese die Wertung einer intraplasmatischen Geißel zu beanspruchen.

Um so merkwürdiger ist es, daß KOFOID und SWEZY dies auf Grund von Tatsachen, über welche Einigkeit besteht, für den Achsenstab tun. Ich war wohl im Unrecht, als ich für den Achsenstab einen Aufbau aus 2 Fibrillen annahm, zwischen denen hyalines Plasma von besonderen Eigenschaften ausgespannt wäre. In Wirklichkeit scheint er ein fast rundliches, vielleicht etwas elliptisches stabartiges Gebilde (baguette) darzustellen, das aber deutlich von einer Grenzmembran oder Scheide umgeben ist, die am Stachelende, statt sich zuzuspitzen oder sich in einen Faden auszuziehen, manchmal deutlich röhrenförmig klafft (K. 1914 Taf. 11 Fig. 23). Den Eindruck einer gewissen Abplattung (und damit die Täuschung einer Umgrenzung durch 2 Fibrillen) empfängt man besonders dort, wo ein gut entwickelter Kelch sich dem Kern anschmiegt, oder wo man Gelegenheit hat, Torsionen dieses Gebildes zu sehen (vgl. Taf. V, 70). Der Achsenstab entsteht in jedem Tochtertier als Neubildung und zwar, wie ich bereits 1914 beschrieb, vom Basalkörper aus, mit anfänglich deutlicher Krümmung um den Kern, um dann in ziemlich geradem Verlauf der Peripherie zuzustreben. Der Zeitpunkt der Entstehung ist nicht fest mit dem Vorgang der Kernteilung verknüpft. Schon während der Metaphase können die zarten jungen Achsenstäbe sichtbar sein, oder erst während der Telophasen (II, 26, 29; III, 36, 37, 44; IV, 49, 51; VI, 77—88). Besonders bei einer gewissen Überfärbung des Plasmas sind sie gut abgrenzbar. Es kommt dabei allerdings manchmal zu etwas verwirrenden Bildern, so ist im Tier VI, 83 an jedem Kern ein schon ziemlich weit ausgebildeter Achsenstab (infolge der Aufkrümmung in optischer Verkürzung), während zwischen beiden Achsenstäben der geknickte alte Achsenstab liegt. VI, 78, 84, 88 zeigen auswachsende Achsenstäbe bei noch mehr oder minder weitgehend erhaltenem alten Axostyl. In VI, 85 liegen 2 ganz junge Achsenstäbe vor, während das distale Ende des

alten noch erhalten ist und seine kapitalen Granula sich im Plasma zerstreuen. Oft macht es den Eindruck, als lägen beim Beginn des Auswachsens der Achsenstäbe die Granula an ihrer Peripherie (VI, 86 u. 88), jedoch ist das sehr schwer zu entscheiden. Vielfach erkennt man die jungen Achsenstäbe überhaupt nur an den reihenweise angeordneten Granulis (VI, 81), wie dies schon MARTIN und ROBERTSON ausgesprochen haben. Darum ist die Genese dieser Gebilde bei *Tr. augusta,* wie schon früher betont, viel leichter zu studieren als bei *Tr. muris* und *caviae,* wo allerdings auch im kapitalen (kernwärtigen) Abschnitt, dem Achsenstab angelagerte feine Granulationen seinen Verlauf hervorheben (VI, 79; IV, 60). Im weiteren Verlauf des Auswachsens legen sich die distalen Axostylabschnitte schließlich aneinander (VI, 82), während sie zunächst ihre Stellung im Plasmaleib mit der Stellung der Kernkomplexe dauernd ändern, und es kommen dann Bilder zustande, welche KOFOID und SWEZY zu der irrtümlichen Annahme veranlaßt haben, hieraus eine Entstehung der neuen Achsenstäbe durch Spaltung der alten zu entnehmen. Ich habe nicht ein einziges Tier gesehen, in welchem auch nur die Möglichkeit vorlag, einen derartigen Prozeß anzunehmen. Anfänglich erfüllen bei *Tr. augusta* die Axostylgranula den Achsenstab bis zu seinem Austritt aus dem Plasma, später gewinnen sie durch sein fortgesetztes Längen- und Dickenwachstum die in V, 61 dargestellte typische Lagerung.

Nach den Angaben KOFOID und SWEZY's spaltet der Achsenstab von seinem keulenförmigen Vorderende bis zur Spitze der Länge nach auf. „Vor der Spaltung sind die axialen Granula (von *Tr. augusta*) etwas zahlreicher und in der distalen Hälfte in einer einzigen Reihe angeordnet“ (l. c. 325). „In einigen Fällen sind die Chromidien im distalen ungeteilten Abschnitt des Achsenstabes deutlich größer als jene in den benachbarten Tochteraxostylen, eine Beobachtung, welche auf ihre Spaltung in situ während der Spaltung des (Mutter-) Axostyls hinweist.“

Schon die vorher von mir gegebene Darstellung der Entstehung der Achsenstäbe enthält eigentlich eine genügende Kritik dieser Angaben. Es ist zunächst festzustellen, daß von einer etwa von Fall zu Fall wechselnden Genese keine Rede sein kann. Ich habe mich an einer ganzen Reihe von Tieren, wie gezeigt, bemüht, die ersten Anfänge dieser Bildungen zu erkennen. Dabei gelang die Feststellung, daß ähnlich wie die Basalfibrille u. a., die Anlage der Achsenstäbe zunächst eine zarte ist. Es gelang diese in der verschiedensten Lage zu betrachten und damit optische Täuschungen und andere

Fehlerquellen auszuschalten. Demgegenüber sind die einzig reichlicheren Abbildungen der Autoren, die für *Tr. augusta* gegebenen, bei genauerem Zusehen sehr unbefriedigend. Ich übergehe den eigenartig wiedergegebenen und natürlichen Verhältnissen nicht entsprechenden Verlauf der undulierenden Membranen (Pl. 3, 31—33) und weise nur darauf hin, daß die Analyse des Bildes mit Sicherheit zeigt, daß die Analyse der Präparate falsch sein muß; denn es kommt normal nie vor, daß nach vollendeter Teilung sich der Basalkörper mit seinen Gebilden wesentlich vom Kern entfernt, wie dies auch die Autoren selbst z. B. in ihrer Skizze F nach dem Leben darstellen. Die Fig. 3, 33 u. 34 zeigen aber voll rekonstruierte Kerne weit entfernt von dem dazu gehörigen Fibrillenkomplex. Fig 32 ist nicht klar gezeichnet, aber auch hier 2 voll rekonstruierte Kerne und — 2 voll entwickelte Achsenstäbe sich fast im ganzen Verlauf deckend! Noch ein Widerspruch! Nach der Meinung der Autoren, welcher ich nicht beipflichten kann, sollen die Achsenkörner wachsen und z. T. sich durchschnüren. Sie selbst weisen, auf das körnerfreie Plasma der vegetativen Individuen hin, bilden aber, bald nachdem sich der Achsenstab vom Kernkomplex gelöst hat, ein Plasma ab, das mehr oder minder dicht mit Granulis erfüllt ist, Körnelungen, die auch, z. B. 3,35, noch bei voller Ausbildung zweier neuer Achsenstäbe am Plasma nachweisbar sind. Das sind natürlich die Reste der alten Achsenkörner, die anscheinend ebenso wie der ganze alte Achsenstab zugrunde gehen. Auch jetzt glaube ich noch richtig zu gehen, wenn ich die neuen Achsenstabgranula als Neubildungen betrachte. Die Angabe über promitotische Vermehrung der Achsenstabgranula halte ich für einen sachlichen Irrtum, vielleicht bedingt durch die wirklich großen Schwankungen der Granulazahl je nach Größe und Funktionszustand des Individuums. Alle eventuellen Hilfsüberlegungen werden durchaus widerlegt durch die Fälle, wo ein deutlicher Rest des alten Achsenstabes noch besteht, während die zwei jungen Gebilde im Entstehen begriffen sind (K. VI, 78, 83—85, 88; III, 37, 44 u. a.).

Im lebenden Tier ist die natürliche Krümmung des Achsenstabes nur relativ selten zu sehen, meist ist er, sei es durch die Streckung des Tieres im Schwimmen, sei es durch seinen metabolischen Gestaltswechsel im Mucus dauernden Deformationen unterworfen. Seine elastische Natur bestimmt natürlich die Art dieser Bewegungen des ruhenden Tieres mit und ist vielleicht hierfür von einer gewissen Bedeutung. Aber das Axostyl bedingt keinesfalls faktisch eine Bewegung des Tieres, wie ich häufig beobachtet

habe. Der Auffassung des Axostyls als intraplasmatischer Geißel fehlt als wesentlichste Stütze der Nachweis eines entsprechenden funktionellen Erfolges.

Übrigens legen nach meinem Gefühl die Autoren einen übertriebenen Nachdruck auf diese Vorgänge, es mag ja sein, daß sie für die Beförderung der Nahrung im Körper, für die Cyclose des ganzen Plasmas von Bedeutung sind, für die Nahrungsaufnahme sind sie es keinesfalls. Diese geschieht mit Hilfe der undulierenden Membran und eventuell der Geißeln. Im wesentlichen sind die Trichomonaden Strudler, die aber ein Vagantenleben führen. (Sie können sich, worauf ich hinwies, auch osmotisch ernähren.) Darüber hinausgehende Betrachtungen sind bei unseren geringen Kenntnissen der Physiologie dieser Organismen und anderer Protozoen unmöglich. Es bleibt nur noch zu erwähnen, daß ich mich wieder von der Natur des Stachels als eines Organs zeitweiliger Fixierung, begabt mit besonders hoher Klebrigkeit, überzeugen konnte.

Besonders bei *Trichomonas augusta, batrachorum* und der neu zu beschreibenden *Tr. mirabilis*, aber auch bei den anderen Arten in wechselnder Stärke liegt ventral oder seitlich vom Kern das oft mächtig entfaltete Cytostom. Es ist schwer zu sagen, ob es sich um eine wirkliche Einsenkung handelt oder ob eine Differenzierung hyalinen Plasmas vorliegt, das infolge seiner besonderen Eigenschaften die Nahrung wie eine Amöbe bewältigt. Die Lebendbeobachtung erweist jedoch eine wahre Schlundbildung, an derem Grunde nacktes Plasma nach Amöbenart die Nahrung umfließt und in Vakuolen dem Plasmaleib übergibt. Vielfach überragt die Körperperipherie in hauchdünnem Saum lippenartig den vorderen Umriß des Tieres. Wird wie schon früher beschrieben, der Basalkörper in das Cytostom eingezogen und krümmt sich dazu (V, 61) die Basalfibrille sehr weitgehend, so wird eine ständige Zirkulation im Cytostom erhalten, während zeitweise Geißeltätigkeit für einen gewissen Wechsel im Medium sorgt.

Unter bestimmten Bedingungen, über welche meine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen waren, als meine Arbeit ein Ende fand, tritt am Kern eine homogene bis feinkörnige Verdickung von kolbiger, band- oder wurstförmiger Gestalt auf, die in unmittelbarer Nähe des Basalkörpers beginnend, sich dem Kern äußerst innig anschmiegt und sich verschieden weit in das Plasma des Tieres erstreckt. Oft ist dies Organell diffuser, weniger gut abgegrenzt. Ist es gut ausgebildet (IV, 45, 46; V, 62; VI, 89) so ist es doch nie mit der Basalfibrille zu verwechseln (entgegen Kofoid und Swezy,

DOFLEIN Lehrbuch p. 583), namentlich nicht mit einer so ungemein zarten, jung auswachsenden. Ich sehe ganz davon ab, daß das Parabasale (JANICKI) auch bei der Teilung neben den Basalfibrillen erhalten bleibt. Es verharrt, soviel wie ich bisher gesehen habe, bei dem einen Caryomastigonten (JANICKI) und wird vom anderen aus zarten Anfängen schnell zu gleicher Entfaltung gebracht (vgl. IV, 50, 51), d. h. es scheint als plasmatische Verdichtung am zweiten Basalkörper (bzw. Kern) zu entstehen.

Besonders schön tritt dieser Parabasalapparat bei *Trichomonas mirabilis* auf. Ich fand diese bisher unbekannte Trichomonade nur zweimal in *Bufo spec.* vom Kongo (bezogen durch SCHOLTZE und PÖTSCHKE, Tiergroßhandlung, Berlin).

Trichomonas mirabilis n. sp, Körper 12—15 μ zu 5—8 μ (wie *Trichomonas muris*). Von einem Basalkörper am Vorderende des Tieres entspringen 3 gleiche, etwa körperlange Geißeln nach vorne, ein Achsenstab, welcher nach vorderer kelchartiger Anschwellung am Kern sich zum Stabe verjüngend eine durch Schlußring gefertigte Verbindung mit dem Periplast am Hinterende eingeht und mit langer Stachelspitze die Oberfläche des Tieres überragt. Im Kelch dichte Granulationen, feiner als bei *Tr. eberthi* und *angusta*. Undulierende Membran mit zartem Randfaden und vielen flachen Windungen. Basalfibrille fehlt. Am Kern längliches Parabasale (bisher in allen Tieren beobachtet). Bei der Teilung treten im Kern 4 rundliche Chromosomen auf, das Parabasale wird von einem Tochtertier übernommen, das andere bildet ein neues aus (VII, 90, 91, 93—95).

Basalfibrille und Parabasalapparat sind also nicht nur in ihrem Aufbau völlig voneinander unterschieden, sie treten auch vollkommen unabhängig voneinander auf, sie treten nebeneinander auf oder jedes für sich, wie es in der Organisation der Art begründet liegt. Damit erledigen sich alle Spekulationen KOFOID's und SWEZY's, denen DOFLEIN (l. c.) halb zustimmt.

Ich habe kürzlich in diesem Archiv (1917, KUCZYNSKI: Über die Teilung der Trypanosomenzelle usw. Arch. f. Protistenk. Bd. 38 Heft 1) meine Ansichten über die Homologisierung von Kinetonucleus und Parabasale auseinandergesetzt. Sollte sich die Einordnung von *Prowazekella* (*Bodo*) *lacertae* in die Ordnung der Polymastiginen bewähren, welche DOFLEIN neuerdings vorschlägt, so könnte die Organologie dieses Tieres vielleicht auch ein aufklärendes Licht auf die Verhältnisse von *Devescovina* werfen, indem nämlich das eigenartige, leider nur unvollkommen erforschte Verhalten des „Blepharoplasten“ in dem des Ringorganells von *Prowazekella* eine Parallele finden

mag. Ich komme darauf wegen der „extranucleären Spindel", welche an die Teilung jenes Organells so lebhaft erinnert. (Vergleiche jedoch Nachtrag.) Es scheint ja nicht ganz klar zu sein, was aus diesem Organ wird, wenn aber Janicki in diesem Gebilde den echten „Blepharoplast" (Kinetonucleus) sieht, so befände er sich — seine Darstellung als richtig angenommen — ganz mit mir in Übereinstimmung, habe ich doch selbst den Ringkörper als einen gut ausgebildeten, zur Metamorphosierung neigenden Blepharoplast-Kinetonucleus bezeichnet.

Darum halte ich auch die Annahme Doflein's (1916 l. c. p. 583), daß Parabasale und Blepharoplast der Herpetomonaden homologe Bildungen seien, für sehr irreführend. Der Gipfel der Verwirrung wird dadurch erreicht, daß nun noch Basalfibrille und Parabasale miteinander homologisiert werden, daß also letzten Endes der sog. Geißelkern der Trypanosomen und die Basalfibrille der undulierenden Membran der Trichomonaden abstammungsgleiche Gebilde darstellen, deren Unterschiede in der Form vergesellschaftet sind „in gewissem Grade wenigstens mit anderen strukturellen Differenzen" (Kofoid und Swezy l. c. p. 306).

Es ist jetzt der Vorgang der Teilung zu betrachten, den ich bereits 1914 in seinen Grundzügen dargestellt habe. In gedrängter Kürze habe ich meine damaligen Ergebnisse bereits eingängs zusammengefaßt. Auch war bereits von dem Verhalten des Achsenstabes sowie der Parabasalia die Rede. Ich will nun auf Grund eines durchweg neuen, sorgfältig verarbeiteten Materiales noch einmal die Kernteilung darstellen, besonders in Hinsicht auf die Angaben Kofoid und Swezy's.

Eine Teilung des Kernes ohne gleichzeitige Teilung des Stütz- und Bewegungsapparates ist nicht beobachtet worden. Jedoch haben Kofoid und Swezy als normale Phase im Lebenszyklus der Trichomonaden 2—4—8 kernige „Plasmodien" beschrieben, welche sich durch sukzessive Ablösung von Einzeltieren auflösen. Eine von den Autoren allerdings nicht gelöste Frage muß hier sofort auftauchen: Handelt es sich nur um das Ergebnis überstürzter Teilung etwa wie wir in der frisch mit *Trypanosoma lewisi* infizierten Ratte vielkernige (vielorganellige) Trypanosomen antreffen? Weitgehendste Abhängigkeit der Vermehrung von äußeren Reizen, auf die für Trypanosomen und Verwandte früher bereits Muriel Robertson (1907), für Trichomonaden ich selbst (1914) aufmerksam gemacht habe, ließen dies verständlich erscheinen. Oder aber handelt es sich um wirkliche (polyenergide) selbständige Lebensformen, die (nach Ansicht von Kofoid und Swezy regelmäßig) unter den (monoenergiden) einfachen

Tieren auftauchen und nach Erledigung der mit ihrer Existenz vielleicht verquickten Aufgabe („gametogenesis or divisions of a Zygote?") wieder in einfache Formen zerfallen?

Tatsächlich spricht für die letzte Annahme keine Erfahrung. Bereits früher habe ich darauf hingewiesen, daß ich selten im Darm 3- bzw. 4-Teilungen gesehen habe, wie auch schon Dobell, Janicki u. a. die von den Autoren beschriebenen Stadien gesehen haben. Bisher wurde jedoch hierin kein Anzeichen einer im Lebenszyklus bedeutungsvollen Schizogonie gesehen, zumal es sich besonders bei Trichomonaden nur um in der Masse der Teilungen verschwindende Ausnahmen gehandelt zu haben scheint.[1]) Unter besonderen unbekannten Bedingungen mögen sie sich häufen. Das müßte besonders sorgfältig studiert werden. Vor allem wissen wir eigentlich nichts über die Dauer des Zustandes der „somatella". Es knüpft sich daran die Überlegung, ob wir in diesem Falle überhaupt mit Recht von „Plasmodien" reden dürfen. Definiert doch Lühe (1913, Protozoa in Handb. d. Morph. I, 1 p. 8) mit gutem Grunde Plasmodien als vielkernige Plasmamassen, die als „große, selbständige Organismen" erscheinen. Der gemeine Sprachgebrauch (Benennung des Malariaparasiten u. a.) ändert an der Richtigkeit dieser Definition nichts. Das nach außen hin geschlossene Funktionieren (vgl *Calonympha*, *Stephanonympha*) gleich selbständige Organisation gleich Vielheit, die sich zu einer Einheit zusammenfügt, steht eben sehr in Frage. Ist die „Somatella" wirklich biologisch ein höherwertiges Individuum oder nur das flüchtige Ergebnis schnellster Teilungsreize, so daß die resultierende Vielheit verbundener Individuen sich sofort trennt, wenn dem Plasma die Zeit gewährt wird, die Durchschnürung durchzuführen?

Wenn man sich die Unbeholfenheit gewöhnlicher Teilungstiere vergegenwärtigt, kann man sich nach den krausen Bildern, welche die Autoren von den Somatellen geben, kaum ein geordnetes Zusammenwirken der Caryomastigonten vorstellen. Auch trennen sie sich anscheinend schnell!

Handelt es sich aber um das flüchtige Auftreten vielkerniger Stadien infolge überstürzter Teilung, so haben wir eine Erscheinung vor uns, die an der Wurzel des Tier- und Pflanzenreiches viele Analoga hat. Es besäße also dieses Plasmodium keine prinzipielle Bedeutung „als das Anfangsstadium in der Bildung von Aggregaten,

[1]) Die alte Kruse'sche Angabe scheint dennoch auf irrtümlicher Auffassung der Agglutination mehrerer Trichomonaden zu beruhen.



die schließlich Metazoen werden". Auch handelt es sich um ein Problem (es ist unbegreiflich, daß den Autoren dies entgangen ist), welches seinem Inhalt nach längst erkannt und formuliert ist. So sagt O. HERTWIG (1912, Allgemeine Biologie 4. Aufl. p. 459/60): „Am häufigsten entstehen vielkernige Protoplasmakörper von einem einzigen einkernigen Keim in der Weise, daß sich sein Kern durch häufig wiederholte Zweiteilung in 2, 4, 8, 16 Kerne usw. vermehrt." „Es läßt sich darüber streiten, ob man eine vielkernige Protoplasmamasse als eine einzige Zelle mit vielen Kernen, oder als Äquivalent eines vielzelligen Organismus beurteilen soll. Bei der Rolle, welche nach unserer Auffassung der Kern im Zellenleben spielt, ist wohl die zweite Auffassung die richtigere." O. HERTWIG bezieht sich ganz in unserem Sinne auf *Actinophaerinm*, Radiolarien, Thalamophoren, Mycetozoen; er könnte dem die komplizierten Polymastiginen anreihen. Die Autoren haben höchstens den allerersten Schritt gesehen, der die geschilderte Entwicklung einleiten kann.

Die uns bekannten Tatsachen der Gliederung der Lebewesen lassen aber den Versuch KOFOID und SWEZY's, diese „Plasmodien" „als das Anfangsstadium in der Bildung von Aggregaten, die schließlich Metazoen werden", hinzustellen, als verfehlt erscheinen. Das Gleichnis des kolonialen Zellverbandes z. B. der Volvocineen führt dagegen tatsächlich in einer Stufenreihe vom Einzeltier über das undifferenzierte Aggregat (Kolonie) zu einem „Individuum zweiter Ordnung", bei dem sich durch Differenzierung und Einengung der individuellen Zellbedeutung eine echte „Somatella" entwickelt hat.

Ähnlich muß der Weg sein, der zur Organisation der niedersten Metazoen führt. Die Organisation aber auch der kompliziertesten („höchsten") plasmodialen oder syncytialen Verbände erscheint im Sinne der Möglichkeit einer Entwicklung zum Metazoon nach unseren heutigen Vorstellungen als „Sackgasse".

Mit der überzeugenden Kraft eines guten Experimentes weisen die erstaunlichen Vermehrungsepidemien auf eine Leitung der Teilungsvorgänge durch äußere Reize hin. Ich habe immer wieder gefunden, daß bestimmte Darmabschnitte von bestimmten Teilungszuständen strotzen. Da wir im Darm alles andere als Zellkulturen vor uns haben, folgt daraus die Richtigkeit unseres oben gezogenen Schlusses. In einer späteren Arbeit physiologischen Inhaltes werde ich hierauf zurückkommen. Da die Trichomonaden überhaupt Bewohner des Mucus sind, finden wir dort auch die Vermehrungsstadien. Es ist nicht recht verständlich, warum KOFOID und SWEZY diese während „Perioden großer amöboider Beweglichkeit" eintreten

lassen, damit alte Anschauungen Künstler's und Schaudinn's in Erinnerung bringend, welche echte Amöboidstadien (ohne Geißeln!) gesehen haben wollen, die event. mit sexuellen Vorgängen verknüpft sein sollen. Periodisch ist im besprochenen Sinne die Vermehrung durch Teilung, dagegen der metabole Formwechsel eine dauernde Eigenschaft dieser Organismen.

Ich möchte nun auf die mitotischen Kernveränderungen des näheren eingehen.

„Das Verständnis der mitotischen Vorgänge am Kern, setzt eine genaue Kenntnis seiner Morphologie im ruhenden Zustand voraus." (Gurwitsch, 1904, Morphologie und Biologie der Zelle p. 228). Trotz der vielen besonders hierauf verwandten Mühe ein frommer Wunsch nur! Für die Gattung *Trichomonas* läßt sich sagen, daß der Aufbau des Kernes im vegetativen Stadium so ziemlich jede für Protozoenkerne bekannte Struktur annehmen kann. Wir sehen (VII, 98) Caryosomkerne, sehen an ihnen den morphologischen Ausdruck der von Hartmann sog. „zyklischen Veränderungen" (K. 1914, Taf. 12, 37, 48 u. a.). Wir sehen dann das ganze Kernbläschen von einem unter Umständen ganz gleichmäßigen Kerngerüst erfüllt, typisch „massige Kerne" (Doflein) mit oder ohne Nucleolen (V, 61; VII, 90), oder aber wechselnd große Chromatinbrocken sitzen in den Maschen eines deutlichen Lininnetzes oder Wabenwerkes (I, 1, 3). Neben äußerst chromatinreichen Kernen sieht man solche, die fast achromatisch sind (IV, 48). Kerne mit großen Randnucleolen, wie sie bei *Chilomastix* und *Prowazekella* (*Bodo*) so häufig angetroffen werden, sind keine Seltenheit (I, 4; IV, 60).

Dabei unterliegt das Volumen der Kerne äußersten Schwankungen, derart, daß es auf das Vierfache des Durchschnitts anwachsen kann (IV, 47 u. a.), wie es schon länger für die Kerne der Drüsenzellen bekannt ist. Damit gehen auch färberisch nachweisbare Veränderungen des Plasmas Hand in Hand, worauf ich schon früher hinwies. Zuweilen sieht man auch in Kernen von einzelnen Tieren, die anscheinend nicht zur Teilung treten, gewundene chromatische Fäden, die teils in vielen engen Windungen den Kern durchziehen, teils in wenigen dicken Windungen, an jene Kerne erinnernd, die Wilson wegen der Ähnlichkeit mit dem Spiremstadium der Karyokinese als Spiremkerne beschrieben hat (I, 2, 12). Ich kann in diesem Zusammenhang nicht ausführlich auf diese äußerst interessanten morphologischer Analyse zugänglichen Lebensprozesse (oder umgekehrt physiologisch auszudeutenden morphologischen Tatsachen) eingehen. Sie sollen später Gegenstand eingehender Analyse werden. Man

kann also auf das Kernbild nie mit Sicherheit eine artliche Diagnose aufbauen, wenn auch unter den einförmigen Bedingungen parasitären Lebens ein bestimmter Kerntyp jeweils der häufigste sein kann, dem man begegnet. Die verwirrende Vielheit der Kernstruktur, die wohl nicht nur für Trichomonaden auffindbar sein dürfte, entspricht dem mannigfachen Wechsel des Funktionszustandes der Tiere. Unter bestimmten Voraussetzungen nähert sich die Kernstruktur ganz der des Metazoenkernes.

So ist es nicht verwunderlich, daß die Herausbildung der Chromosomen in der Prophase der Kernteilung ganz die von der allgemeinen Cytologie der Metazoen her bekannten Wege einschlägt.

Um es vorwegzunehmen, scheint der einzige grundlegende Unterschied zwischen der Kernteilung der Trichomonaden (Polymastiginen, Hypermastiginen) und einer typischen Metazoenmitose die Tatsache zu sein, daß infolge des Erhaltenbleibens der Kernmembran Kerninhalt und Plasma nicht in die innigen Beziehungen zueinander treten wie dort.

Gehen wir von Kernen aus, die Chromatin in Form unregelmäßiger Körnchen und Klumpen auf einem ganz schwach gefärbten Gerüst oder Wabenwerk aufweisen, wie wir denselben sehr häufig begegnen. Wir stellen ein Zusammenfließen des Chromatins in den Knoten des Netzes fest (I, 6, 7, 10), unter leichtem Anschwellen des Kernvolums, ursprünglich in Form unregelmäßiger zunächst kleiner Verdichtungen, welche durch feine chromatische Stränge zusammenhängen (7), die chromatischen Anhäufungen vergrößern sich dann, man kann an einzelnen schon einen Längsspalt angedeutet sehen (6), allmählich verschwindet der größte Teil der Verbindungen, welche zunächst unter den einzelnen Chromosomen bestehen, und diese differenzieren sich schärfer heraus. Allerdings geht der Prozeß der Chromosomenbildung nicht in allen Netzknoten parallel, so daß manche Kerne (I, 10) verschiedene Stufen der Herausbildung nebeneinander zeigen. Wir sehen hier (I, 10) einen deutlichen Doppelfaden neben sehr kontrahierten, deutlich längsgespaltenen Stäbchen oder hantelförmigen Chromosomen und noch wenig scharf umgrenzten Chromosomen. Zu beachten ist aber immer, daß bei der geringen Größe der Gesamtkerne wie der Einzelchromosomen ein auf die Kante gestelltes Chromosoma nur als kuglige Verdichtung erscheint. Bei anderen Individuen liegen, wie ich früher beschrieben habe, die Chromosomen von vonherein dichter gedrängt. Sie sind entweder (I, 5) miteinander derart verbunden, daß sie auf einem verschlungenen Faden aneinander gereiht erscheinen und es ist (wenn es mir auch

sehr unwahrscheinlich erscheint) nicht auszuschließen, daß ein „Spiremkern“ vom Typus des I, 12 dargestellten in gleichem Sinne aufzufassen ist, verlaufen doch die Kernvorgänge weitgehend unabhängig von den Teilungen der anderen Organelle. Jedoch ist es ganz ungewöhnlich, daß in einem Tier mit einem Kern auf dem Stadium der Prophase noch keine Andeutung der Teilung bzw. Vermehrung des Fibrillenapparates aufzufinden ist. Oder aber, die Chromosomen erscheinen in eine dichtere Masse, einen „Chromatinkörper“ (O. Hertwig) bildend, eingebettet.

Jedenfalls entstehen im Kern von *Trichomonas muris, augusta, caviae* und *batrachorum* in prinzipiell gleicher Weise eine größere Anzahl von Chromosomen, wie es auf Taf. I, II, III, IV, VII an Hand einer großen Anzahl möglichst genauer Zeichnungen dargestellt worden ist. In vielen Fällen ist es nur sehr schwer möglich, eine sichere Vorstellung darüber zu gewinnen, wieviel gut voneinander abgrenzbare Chromosomen vorliegen. Bereits in meiner früheren Arbeit habe ich als mehrfach beobachtete sichere Höchstzahl 8 (längsgespaltene, körnig zusammengesetzte) Chromosomen genannt. In diesen Fällen voll ausgebildeter Chromosomen ließen sich damals keinerlei auffällige Größenunterschiede feststellen, wie sie während der Herausbildung der Chromosomen nicht selten sind. Auch in II, 18; IV, 53, 54; VII, 97, 112 habe ich Kerne zur Abbildung gebracht, die aufs deutlichste 8 Chromosomen unterscheiden lassen.

In sehr vielen anderen Fällen ist die Lagerung der Chromosomen im Kern so ungünstig, daß man die Höchstzahl von acht nicht feststellen kann. Über 70 % der beobachteten Prophasenkerne der genannten Trichomonaden enthalten 7 scharf abgegrenzte Chromosomen, wobei in manchen Fällen, deren eine Reihe abgebildet ist (z. B. I, 16, 17; II, 20; IV, 57; VII, 96), die Wahrscheinlichkeit groß ist, daß die Lagerung der Chromosomen die sichere Auflösung eines achten verhindert. Nur 6 getrennte Chromosomengruppen von unsicherer Unterteilung sind sehr viel seltener. Meist sind dann auch noch chromatische Gebilde im Kern, so daß man zweifeln muß, ob überhaupt schon alle Chromosomen gebildet sind. 5 Chromosomen habe ich nur einmal bei *Trichomonas muris* gesehen, im Kern eines mit seiner eigenen Längsachse in die optische Achse eingestellten Tieres, das daher für die Untersuchung des Kernes die denkbar schlechtesten optischen Bedingungen darbot (III, 34). Im übrigen sei auf die Durchsicht der Tafelabbildungen verwiesen.

So schwierig das Studium dieser Kerne ist, möchte ich doch

glauben, daß eine bestimmte Chromosomenzahl, nämlich acht, vorliegt und nicht annehmen, daß hier Schwankungen obwalten, welche denen entsprechen, die für die Mitosen der Metazoenzellen von DE LA VALLE u. a. angegeben werden (vgl. RH. ERDMANN, 1911, Ergeb. Anat. Entw. Gesch. Bd. XX. Quantitative Analyse der Zellbestandteile). Unterschiede der Gestalt und Größe fasse ich teils als den Ausdruck verschieden weit vorgeschrittener Ausbildung der Einzelchromosomen, teils als das Ergebnis verschiedener Lagerung im Kerne auf. Es ist auf Kerne verwiesen worden, die kaum sichere Unterschiede der Einzelchromosomen zeigen. (KOFOID und SWEZY geben dagegen 5 Prophasenchromosomen an, von denen eins groß, zwei von mittlerer Größe, zwei klein sind (l. c. p. 320), siehe auch weiter unten).

Meine Auffassung der Prophase stützt das Studium der Meta- und Anaphase, wie das Verhalten der *Trichomonas mirabilis* und der von KOFOID und SWEZY studierten *Tetratrichomonas prowazeki* und *Eutrichomastix serpentis*, für die eine Normalzahl von 4 Chromosomen sichergestellt ist.

Gegen Ende der Prophase findet eine Zusammendrängung der Chromosomen statt, während sich gleichzeitig feine spindlig angeordnete Fasern zu den Polen der Spindel erstrecken. Die vorher angedeutete Längsspaltung ist oft in den Endzuständen der Prophase verschwunden (vgl. z. B. IV, 56). Die Metaphase ist das schwerst zu analysierende Stadium der Kernteilung. 1914 hatte ich die Ansicht geäußert, daß man eine Vereinigung von je 2 der 8 Prophasenchromosomen auf dem Stadium der Äquatorialplatte annehmen müsse. Diese 4 Doppelchromosomen unterliegen der Längsspaltung, die schon im Prophasenchromosom angedeutet ist. Ich hatte damals ein nur sehr dürftiges Bildermaterial zur Illustrierung dieser Auffassung.

Die sich metaphatisch zusammenschließenden Chromosomen liegen oft in eine im E.-H.-Präparat leicht grau gefärbte Masse eingebettet, zuweilen derart, daß jeder Versuch weiteren Eindringens sich verbietet (II, 28/29. In anderen Fällen jedoch sieht man bereits am Ende der Prophase 4 Gruppen von Chromosomen mit großer Deutlichkeit im Kern (II, 22, 27; IV, 49; V, 72, 74; VII, 111). Diese Bilder leiten über zu metaphatischen Innenkörperbildungen, wie sie mir zuerst auftauchten; hier sind auf einer schlecht färbbaren kugligen Matrix 4 große schleifenförmige Chromatinstränge zu sehen, wie es II, 26, 31 dargestellt ist. Diese werden dann längsgespalten (IV, 58; V, 71). Es ist sehr selten möglich, in diesem Stadium ganz genaue

Angaben über die Zahl der vorliegenden Chromosomen zu geben, darum wurde dies auch in der zeichnerischen Wiedergabe vermieden und mehr der Eindruck darzustellen versucht. Jedoch im Falle des II, 31 bzw. VII, 105 dargestellten Tieres bzw. Kernes lagen in der Äquatorialebene des Kernes ganz deutlich 4 längsgespaltene Chromosomen, 2 bei hoher, 2 bei tiefer Einstellung. Sonst ließen sich in der Art des II, 31 dargestellten Kernes in 13 Fällen mit erheblicher Wahrscheinlichkeit 4 lang gewundene chromatische Fäden erkennen, an denen eine Spaltung noch nicht nachweisbar war (vgl. II, 24 und 1914 Taf. 16 Fig. 108). Die geschilderte häufige metaphatische Knäuel- oder Schleifenbildung erinnert durchaus an die Verhältnisse der *Trichonympha agilis* LEIDY, so daß die bisherige Auffassung dieser Kernteilungsvorgänge, so wie sie DOFLEIN Lehrbuch p. 618 schildert, einer Revision bedarf. Gerade dort scheinen ganz parallele Vorgänge im Kern von der Prophase bis zur Telophase stattzufinden. Ich komme darauf in einer zusammen mit meinem verstorbenen Freunde HERMANN SCHÜSSLER begonnenen Arbeit zurück.

Gut sind manchmal 4 Chromatinstränge zu sehen, wenn sich nun die Tochterchromosomen lösen (IV, 59 einseitig, auf der anderen Seite nur 3 Stränge sicher erkennbar! V, 75; III, 40). In anderen Fällen ist eine genaue Zählung kaum durchführbar (III, 39). Beim weiteren Fortschreiten der Anaphase kann häufig, jedoch keineswegs als Regel 1 Chromosomenpaar zurückbleiben (entsprechend dem abnorm kontrahierten Chromosomenpaar des Metaphasenkernes von V, 75! so in III, 41, man vgl. K. 1914 Taf. 16, Fig. 109).

Die stark geschwungenen Chromosomen können leicht dazu verleiten, mehr Elemente zu zählen, als wirklich vorhanden sind! Oft ist eine Entscheidung kaum durchführbar. Kontrahieren sich aber nun die Chromosomen stark, so zählt man, wenn man glücklich gelagerte vorfindet, sehr deutlich jederseits 4 Chromosomen (III, 38, 42; V, 76).

Ganz besonders muß auf die Irrtümer hingewiesen werden, die möglich sind, wenn die Centrodesmose der Basalkörper über den Kern hinwegzieht. Sie täuscht oft ein Paar auseinanderweichender Chromosomen vor, und eine ganze Reihe der Abbildungen KOFOID und SWEZY's legen die Vermutung nahe, daß ihnen dieser Irrtum unterlaufen sein kann (vgl. l. c. II, 20, 21). Das Studium dieser Stadien bot mir gleichfalls kein sicheres Material, eine k o n s t a n t e Größendifferenz einzelner Chromosomen anzuerkennen (vgl. auch K. 1914, Taf. 12 Fig. 25: Taf. 13, 64 u. 65). Auch die Abbildungen von KOFOID und SWEZY sind nicht klar genug, um so weitgehende

Schlüsse daraus zu ziehen. Man vgl. ihre Fig. 20, 21 z. B. mit 22. Es dürften nur wenige Kritiker sein, die sich aus dieser Abbildung überzeugen lassen, daß das „größte Chromosom“ sich teilt „unequal in an x—y fashion“.

Ich kann unmöglich in eine genane Besprechung Bild für Bild eintreten. Aus einem Knäuel sollen sich im Kern von *Trichomonas angusta* und *muris* 5 reiskornartige Chromosomen konstituieren, deren Größe, wie erwähnt, in dem Sinne verschieden ist, daß eins groß, eins von mittlerem Umfang, zwei klein sind. Es werden aber, vordem dieser Zustand erreicht ist, mehr Chromosomen gezählt! Nach Ansicht der Autoren ein Übergangsstadium zur vollen Konstitution der Chromosomen. Andererseits sollen die Chromosomen sehr bald längsspalten, „in fact the number of individuals found in smears with five unsplit chromosomes is much less than those with split or ten chromosomes“. Es werden von den Autoren jedoch derartige Kerne nicht abgebildet. Sind die Kerne der gezeichneten Tiere genau wiedergegeben, so muten sie dem Kritiker erhebliche Arbeit zu, wenn er zu den Schlüssen gelangen will, die aus ihnen gezogen sind. Zum Beispiel zeigt das Tier 2, 16 einen Kern mit 7 chromatischen Massen, von denen 4 anscheinend längsgeteilte, 3 einfach sind, wenigstens nach der Zeichnung; während nur 3 gedoppelt sein sollen. je 2 der anderen vier jedoch „widely parted“, aber zusammengehörig. Ich möchte dem nur den von mir VII, 112 dargestellten Kern als besonders klar entgegensetzen. Soviele der überaus reichlich von mir abgebildeten Prophasenkerne man auch genau prüft, so wird man nicht so eigenartige Bilder angedeutet finden, wie sie K. und S. als anscheinend besonders typisch (2, 17 u. 18 oder 5, 53—55) wiedergeben. Aus diesem Grunde kann ich nicht annehmen, daß diese Wiedergabe wirklich die Verhältnisse des Objektes selbst getreu widerspiegelt. Gibt doch z. B. 2, 13 allem Anscheine nach eine Äquatorialplatte mit 4 längsgeteilten Chromosomen, während ein 5. Paar (?) ganz abseits liegt. Ganz unwillkürlich kommt dem Beschauer da der Argwohn, daß den Autoren ein Irrtum zugestoßen ist, zumal da auch in diesem Falle die später noch zu erörternde äußerst unnatürliche Art der Entstehung der zweiten Basalfibrille (getrennt von ihrer undulierenden Membran!) Darstellung gefunden hat. Diese Chromosomen „nähern sich der Äquatorialplatte“ und liegen dabei quer zur Spindelachse, sind sichtlich der Länge nach gespalten. In Wirklichkeit sollen sich aber nach K. und S. in der Äquatorialplatte die Chromosomen mit der Längsachse in der Spindel einstellen, indem sie an einem Pole verklebend auseinanderklappen

(Telosynapsis) oder sich aneinander Ende zu Ende vorbeischieben. Oder aber, die Chromosomen teilen sich „in einigen Fällen“ nicht längs, machen nicht diesen komplizierten Prozeß durch und schnüren sich unmittelbar quer ein. In Wirklichkeit umschreibt diese Darstellung, die jedes Anhaltes entbehrt, denn wie wollen die Autoren dem Metaphasenchromosom ihrer eigenen Darstellung zufolge ansehen, ob es aus 2 Schwesternchromosomen durch Telosynapsis entstanden ist oder nicht? — umschreibt nur die Tatsache, daß sie nicht wissen wie die chromosomale Vielheit der Prophase zu der Vereinfachung des Chromosomenbestandes in der Metaphase führt. Kommt hinzu, daß die Metaphasen 2, 20 u. 21 keinesfalls sehr ausgesprochene Größenunterschiede der Chromosomen zeigen. Auch für *Eutrichomastix serpentis* geben K. und S. „ein dickes, ein langes und 2 ungefähr gleich große mittlere Chromosomen an“. „One of them sometimes lags in division.“ Auch hier schnüren sich die Chromosomen in der Äquatorialplatte mittlings „also durch quere Trennung“ durch. Dafür fehlen aber klare Belege. Es ist sehr auffallend, daß manche Kerne Größenunterschiede der Chromosomen ganz (7, 85) oder fast ganz (88) vermissen lassen, so daß es mir nicht ganz ausgeschlossen erscheint, daß die Größenunterschiede durch Lagerung oder ungleiche Teilung der Einzelchromosomen vorgetäuscht sind.

Wenn mir auch die Verfolgung der Prophasenchromosomen durch die Metaphase nicht lückenlos möglich war, so sprechen doch Bilder wie IV, 58, V, 71 sehr für eine Längsspaltung der Chromosomen in der Metaphase, namentlich wenn man noch den Kern VII, 105 hinzuzieht. Meine Bilder der frühen Anaphase dürften ihrem Metaphasenbild II, 21 entsprechen! Diese erfordern natürlich zu ihrer Erklärung durchaus nicht die Annahme einer queren Durchtrennung der Chromosomen. Gerade aus ihrer Diskussion der „Amphiaster stage“ (l. c. p. 321) scheint mir namentlich bei Betrachtung der zur Erläuterung herangezogenen Bilder (II, 16!! 19!) hervorzugehen, daß sie infolge, sei es des Fehlens der entscheidend klärenden Stadien, sei es infolge einer nicht hinreichend weit geführten Analyse ihrer Objekte zu einer ganz unklaren Vorstellung von den wirklichen Vorgängen im Kern gekommen sind. Die Annahme der telosynaptischen Verschmelzung der Schwesterchromosomen, die Annahme bald einer Längsspaltung, bald einer Querteilung der Chromosomen („an exceptional and unique type in non-maturation divisions“), die Zurückführung dieser „Störungen“ auf die Wirkung von „Antitoxinen“ ihrer Wirte kennzeichnen hinreichend die Unsicherheit dieser Angaben, die sich unter soviel klingenden Hypothesen bergen müssen. Es muß daher befremden,

daß Doflein (1916, Lehrbuch 4. Aufl. p. 585) diese Darstellung seinen Ausführungen zugrunde legt, übrigens dazu in einer Form, welche die Angaben der Autoren unklar zum Ausdruck bringt, wie sich jeder Leser durch Vergleich der Seiten 320 u. 321 K. und S. sowie 585 bei Doflein überzeugen kann. Bei dieser Gelegenheit sei nur darauf hingewiesen, daß ich (1914 p. 181) von tetradenartigen Chromosomen, nicht von Tetraden gesprochen habe. Man kann dort meine Beschreibung der Chromosomen nachlesen.

Alles in allem genommen erscheinen die kühnen Hypothesen Kofoid und Swezy's durch das von ihnen vorgebrachte Tatsachenmaterial nicht genügend gestützt.

Wie ist nun der ganze Vorgang aufzufassen? Welches ist die Normalzahl der Chromosomen? Nach Meta- und Anaphase zu urteilen 4! Jedoch treten in der Prophase 8 Segmente auf. Wenn auch zuweilen schon frühzeitig eine Gruppierung dieser Elemente zu Paaren angedeutet ist, so fehlt dies doch in der Regel zunächst durchaus (III, 35). Erst metaphatisch ordnen sich die Segmente der Prophase so um, daß 4 sich längsspaltende Chromosomen entstehen. So läge zunächst die Annahme nahe, daß im Prophasenkern bereits die Chromosomen fertig geteilt entstehen und die Schwesterfäden sich erst wieder metaphatisch zusammenlegen, wie dies Kofoid und Swezy für *Trichomonas* (und *Lamblia*) annehmen. Jedoch spricht gegen diese Annahme zweierlei: 1. liegen die 8 Chromosomen meist im Kern ganz regellos verteilt; 2. weist jedes bereits mehr oder minder deutlich einen Längsspalt auf.

Ich selbst nahm und nehme noch daher eine Vereinigung je zweier Chromosomen „end to end“ an. Dies Doppelchromosom würde dann längsgespalten. Aus den Bildern der späten Prophase kann ich noch keine zwingenden Beweise für diese „somatische Metasyndese“ entnehmen. Sie stellt also zunächst eine Hilfshypothese dar. Kerne wie II, 23, 25 könnten sie vielleicht stützen. Jedoch ist die Auffassung von anderen Kernen wie II, 22 z. B. durch die Kleinheit der Chromosomen sehr erschwert. Wieder andere Kerne wie IV, 49; V, 72, 74 zeigen 4 Chromosomengruppen, lassen aber auch eine parallele Aneinanderlagerung je zweier Chromosomen möglich erscheinen. Mit anderen Worten, der Vorgang der metaphatischen Gruppierung ist noch nicht sicher zu lösen.

Die metaphatische Parallellagerung ganz getrennt entstandener Chromosomen schildert Doflein (1916, Lehrbuch p. 169) auf Grund der Untersuchungen Tschenzoff's für *Euglena viridis*. Schon die Chromosomen der Telophase weisen hier wieder einen Längsspalt

auf. In der nächsten Prophase treten sie dann als getrennte Doppelchromosomen auf. Jedoch ist auch hier der subjektiven Deutung in bezug auf die metaphatische Aneinanderlagerung je zweier Elemente ein gewisser Spielraum gelassen.

Soweit ähnliches für die Reifungsteilungen geschildert ist (vgl. z. B. Wassermann 1913, Oogenese des *Zoogonus mirus*, Arch. mikr. An. Bd. 83, II), handelt es sich jedoch um „zunächst relativ voneinander entfernte Fäden", deren paarweise Beziehungen in der Lagerung immerhin noch zum Ausdruck kommen.

Ich hoffe, an günstigeren Objekten die Frage noch lösen zu können. Vorläufig befindet sie sich, was die Unentschiedenheit betrifft, in vornehmer Gesellschaft; ich verweise nur auf die naheliegende Frage der Meta- und Parasyndese. Noch einmal sei aber betont, daß die größere Wahrscheinlichkeit für mein Empfinden in der metasyndetischen Bildung metaphatischer Sammelchromosomen liegt.

Die Annahme, daß die Beobachtung einer Zahl von 8 Chromosomen im Prophasenkern und von 4 im Stadium der Metaphase richtig ist, wird durch die Befunde bei *Trichomonas mirabilis* bekräftigt, bei welcher (VII, 91, 93, 94) im Kern stets nur 4 deutliche Chromosomen erkennbar sind, welche in den vorliegenden Präparaten dadurch besonders auffielen, daß sie die Farbe fast gar nicht angenommen hatten im Gegensatz zu den massigen, dunklen Kernen der vegetativen Tiere. Auch in der Telophase konnten mehrfach 4 Chromosomen gezählt werden (VII, 95). Metaphasen kamen mir nicht zu Gesicht. Ähnlich wie *Tr. mirabilis* verhalten sich, soweit die Darstellung Kofoid und Swezy's erkennen läßt, *Tetratrichomonas prowazeki* Alexeieff und *Eutrichomastix serpentis* Dobell. (Bedauerlicherweise geben die Autoren in ihren Ergebnissen für *Eutrichomastix serpentis* irrtümlich 5 statt 4 Chromosomen an. Dies veranlaßt wohl Doflein zu der Angabe, daß bei den meisten untersuchten Arten 5 chromosomenähnliche Körper nachgewiesen seien (Lehrbuch p. 585).)

Greifen wir hier noch einmal zurück auf einige Punkte der Darstellung Kofoid und Swezy's. Am Beginn der Mitose soll der Kern eine dichte intranukleäre „chromidiale" Wolke zeigen, die schwer zu differenzieren ist. Dann entsteht in ihm unter Ausstoßung von Chromidien ein aufgeschlungener chromatischer Faden oder ein chromatischer Knäuel in einem nun ungefärbten Kernsaft. Dann soll das Chromatin sich in reiskornähnlichen Chromosomen sammeln.

Eine derart dichte Färbung der Kerne vor dem Einsetzen der Chromosomenbildung habe ich nie beobachtet. Die von den Autoren

in I, 2, 3, 7, 8 dargestellten Kerne sind solche, wie man sie nicht allzu selten bei vegetativen Tieren antrifft. Sie sollen aber Teilungstieren angehören.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß hier die Autoren direkt das Opfer einer Täuschung geworden sind. Die Schärfe und anscheinend zweifelsfreie Klarheit ihrer Zeichnungen muß man bewundern, aber ich möchte, wie eingangs erwähnt, davor warnen, eine zu gleichmäßige lineare Darstellung fein differenzierter Strukturen anzustreben. Es ist ja außerordentlich schwer, bei jedem Tier jede Geißel genau zu verfolgen, weil diese oft unter Krümmungen verschiedene Ebenen durchlaufen, sich mit anderen Geißeln, Bakterien, Spirillen kreuzen, dem Plasma dicht anliegen usw.

Tiere, wie das in I, 8 dargestellte, laufen aber aller Erfahrung zuwider. Denn erstens wird tatsächlich ein derartiges Abreißen einer undulierenden Membran nie beobachtet, und selbst wenn dies möglich wäre, so ist es ein trotz vieler Hunderte von Teilungstieren, die ich, auch lebend, beobachtet habe, ungesehenes Vorkommnis, daß bei vollkommen ruhendem Kern zwei nach Zeichnung der Autoren ganz gleich starke undulierende Membranen ausgebildet sind. Umdeutungen solcher Bilder unterbleiben besser. Man soll aber den Fehlerquellen nachforschen, die ihnen zugrunde liegen können. Warum verlaufen in den folgenden Abbildungen der Autoren, welche das Fortschreiten des Teilungsprozesses zeigen sollen, die angeblichen zwei undulierenden Membranen über einheitlicher Basalfibrille und trotz der sehr schematischen und den Tatsachen nicht entsprechenden Wiedergabe mit weitgehend parallelem Verlauf der Fibrillen? Die neue Basalfibrille wächst inzwischen in einer Form aus, die ich gleichfalls aus meinen Präparaten, wie eine einfache Gegenüberstellung lehrt, nicht kennen lernen konnte. In Taf. 2, 13 geben die Autoren ein Äquatorialplattenstadium, auf dem der Kern nach meiner Erfahrung ausnahmslos zwischen den geteilten Basalkörpern liegt, wieder mit nur einer ausgebildeten und einer stummelförmigen Basalfibrille, ungeteiltem Basalkörper und über der Basalfibrille einer sog. gedoppelten undulierenden Membran.

Diese Bilder widersprechen durchaus der stets erneuten Erfahrung, daß auf diesem Teilungsstadium, so unabhängig voneinander sich auch der Kern und die einzelnen Organelle verhalten, stets der gesamte Fibrillenapparat in voller Bildung begriffen ist, daß eine deutliche Centrodesmose die Basalkörper verbindet, zwischen welche der Kern getreten ist oder an die er sich zu mindestens anlegt, daß mit einer zweiten zunächst zarten Basalfibrille, die in ganz anderer

Ebene oder Spirale verläuft, häufig eine äußerst zarte, junge undulierende Membran verbunden ist, deren Verlauf sich nie dem der kräftigen, alten Membran anschließt oder in ihn übergeht (vgl. I, 1, 6, 13, 15; II, 20, 25, 28, 29, 30, 31; III, 32, 33, 36—44; IV, 49, 51, 52, 53, 55, 57, 58, 60; V, 75, 76; VI, 77—88). Hätten die Autoren meine Angabe einer Stützfibrille in der undulierenden Membran beachtet, so wäre ihnen ein schwerer Irrtum erspart geblieben. Das normale Verhalten der undulierenden Membran bei *Trichomonas augusta* ist V, 61—63 erneut zur Darstellung gelangt. Beide Fibrillen nach dem Abreißen der undulierenden Membran zeigt sehr charakteristisch das diagrammatisch gezeichnete Tier V, 65.

Der Sprung, den die Entwicklung des Fibrillenapparates nach der Darstellung von Kofoid und Swezy zwischen Pro- und Metaphase einerseits und Anaphase andererseits macht, läßt doch wohl bei nüchterner Betrachtung den Vorgang der Bildung einer neuen undulierenden Membran durch Abspaltung nicht so überzeugend gefestigt erscheinen, wie es Doflein (l. c. p. 586) darstellt, zumal da die von ihm zur Erläuterung herangezogenen Tiere bereits alle Organe (auch die Membranen) geteilt bzw. neugebildet haben, so daß hier von einer Entstehung der undulierenden Membran durch Abspaltung in der Tat gar nichts zu sehen sein kann, wie übrigens solche Tiere auch wegen der Lagerung der einzelnen Organelle, z. B. der Achsenstäbe unmittelbar übereinander für morphogenetische Analysen fast unbrauchbar erscheinen.

Nachträglich möchte ich auf die Befunde und Anschauungen Janicki's eingehen, die er in den Untersuchungen an parasitischen Flagellaten [1]) niedergelegt hat.

Wenn diese Arbeit sich auch nicht unmittelbar mit Trichomonaden befaßt, so gibt sie doch für die Kenntnis von ihnen wertvolle Hinweise und durch die ausführliche Darstellung der mit den Trichomonaden in der Familie der Tetramitidae zu vereinenden Devescovina (und Foaina) ein Vergleichsmaterial von großer Bedeutung. Es ist daher notwendig, das behandelte Tatsachenmaterial zu kennen und zu seinen Auslegungen Stellung zu nehmen.

Janicki hat bereits 1912 [2]) erstmalig einen Typ der Zell- und

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. 1915 Bd. 112 Heft 4.

[2]) Bemerkungen zum Kernteilungsvorgang bei Flagellaten, namentlich bei parasitischen Formen. in: Verhandl. Naturforsch. Ges. Basel Bd. 23.



Kernteilung als GRASSI'schen Kernteilungstyp aufgestellt, der gekennzeichnet ist durch extranucleäre fibrilläre Zentralspindel mit polständigen Centriolen bei erhaltener Kernmembran, während das Verhalten der chromatischen Figur (wohl infolge noch nicht gleichmäßig genügender Durcharbeitung) scheinbar erhebliche Variationen darbot.

Soweit Polymastiginen und Hypermastiginen in Frage stehen, kann man meines Erachtens JANICKI beipflichten, daß grundsätzliche Übereinstimmung im morphologischen Verhalten der betreffenden Arten schon auf Grund der heute bestehenden Kenntnisse anzunehmen ist. In diesem Sinne wies auch ich früher auf die große Ähnlichkeit im Verhalten von *Lophomonas* und *Trichomonas* hin und konnte nachweisen, daß auch bei *Trichomonas* der Kernteilungsvorgang im Rahmen der Kernmembran abläuft. Bei den beiden angeführten Gattungen bestehen außerdem im Verhalten der chromatischen Kernbestandteile die weitestgehenden Übereinstimmungen, konnte doch JANICKI vor der Encystierung von *Lophomonas* „mit absoluter Bestimmtheit acht große kornförmige Chromosomen feststellen“ und hat doch gleichfalls JANICKI in den späten Anaphasen „einige wenige — die Zahl vier dürfte wohl vorherrschen oder überhaupt ausschließlich gelten — chromatische Streifen“ gesehen.[1]) Auch in seiner neuen Arbeit gibt JANICKI sowohl für *Trichomonas augusta* (p. 653 Textfig. 13) wie für *Devescovina striata* hervorragend klare Anaphasenbilder mit 4 chromosomalen, nach seiner Ansicht plurivalenten Elementen. Ließe sich diese Annahme der chromatischen Streifen als Sammelchromosomen erweisen, so wäre damit die von mir früher und auch jetzt wieder weiter oben vorgetragene Auffassung von ihrem Zustandekommen bei *Trichomonas* durch metasyndetische Bildung metaphatischer Sammelchromosomen bestätigt. Ich selbst stehe nicht an, diese Gebilde Chromosomen zu nennen, zumal da wie oben erwähnt einige Species im Prophasenkern entweder von vornherein die Vierzahl der Chromosomen aufweisen oder aber ein Vielfaches dieser Zahl an Teil- oder Prochromosomen, die dann in der Metaphase sich zu vier vereinigen (so *Devescovina striata* und die vegetativen Teilungen von *Lophomonas*).

JANICKI weist darauf hin, daß auch ich die Annahme einer ge-

[1]) Die Kernverhältnisse bei *Lophomonas* müßten ohne weiteres meine Darstellung der entsprechenden Vorgänge bei *Trichomonas* gegenüber den Angaben von KOFOID und SWEZY zu stützen geeignet sein. Dies ist DOBLEIN merkwürdigerweise entgangen.



sonderten „Teilungsenergide“ neben den Basalkörnern für wahrscheinlich erachtet habe. Darüber hinausgehend läßt sich jedoch trotz größter Aufmerksamkeit, die ich diesem Punkte geschenkt habe, nichts sagen.[1]) Auch ich bin neuerdings, wie sich aus der Durchsicht der Abbildungen ergibt, häufiger einem aufgeschwollenen großen Basalkörper begegnet. Jedoch habe ich bisher niemals neben den Basalkörnern bzw. dem von ihnen gebildeten Basalkörper ein anderes Gebilde, etwa nach Art des von mir bei *Prowazekella (Bodo) lacertae* beschriebenen Ringkörpers beobachtet, welch letzteren ich mit dem Blepharoplast = Kinetonucleus der Trypanosomen zu homologisieren versucht habe. Um gerade ganz im Sinne JANICKI's nicht Basalkörner und Blepharoplast zusammenzuwerfen, bildete ich den Namen Basalkörper für das Gebilde, das, soweit unsere morphologische Analyse reicht, in sich die Basalkörner birgt, wenn ich auch nicht verkenne, daß der „bläschenförmige“ Basalkörper eine Metamorphose dieser Basalkörner darstellt.

JANICKI beschreibt für *Devescovina* einen durch eine Membran abgegrenzten Blepharoblasten mit körnigem Inhalt, aus dem die drei Flagellen entspringen. Die Schleppgeißel entspringt selbständig. Bei der Teilung des Kernes soll nun „die Desmose eines außerhalb des Kernes gelegenen Zentralgebildes den Ursprung der Spindel geben“. Diese Spindel soll ganz unabhängig vom „Blepharoblasten“ (Basalkörper unserer Nomenklatur) sein. Leider konnte JANICKI nichts Sicheres über die Insertion der Geißeln während der Teilung ausfindig machen. „In manchen Fällen scheint es, als ob jede von den alten Geißeln ihr eigenes Basalkorn besäße. Doch wüßte ich nicht, diesen Befund mit dem Ursprung sämtlicher Geißeln aus einem Blepharoblasten in Einklang zu bringen“ (l. c. p. 584).

Unter diesen Umständen ist es jedoch unmöglich, Klarheit über den Charakter und die Bewertung der beschriebenen Strukturverhältnisse zu gewinnen und ich möchte hieraus nicht ohne weiteres mit JANICKI auf eine Autonomie der Zentralorgane (Centriole und Zentralspindel) gegenüber den Basalorganen (sog. Blepharoblast bzw. Basalkörner) schließen, wenn ich auch die Richtigkeit des Gedankens für möglich halte. Nur ist sie noch nicht erwiesen.

---

[1]) Vgl. KUCZYNSKI, Arch. f. Protistenk. 1917 Bd. 38 Heft 1: Über die Teilung der Trypanosomenzelle nebst Bemerkungen zur Organisation einiger nahestehender Flagellaten. „Bei *Trichomonas* gewinnt man an besonders gänstigen Tieren den Eindruck, daß streng genommen nur die Enden der Centrodesmose an den Kernpolen liegen, während die vier Basalkörner sich etwas abseits halten“ (p. 108). Zu dieser Anschaung passen auch die von JANICKI geschilderten Verhältnisse bei *Lophomonas*.



Meine von den Anschauungen DOBELL's[1]) und JANICKI's abweichende Namengebung geht von der Tatsache aus, daß bei Trypanosomen, deren Cytologie an der Wurzel dieser verhängnisvollen Nomenklatur steht, Blepharoblast = Kinetonucleus und Basalkorn im Trophozoiten eine streng gesonderte Existenz führen, daß insbesondere gegenüber der älteren Anschauung von ROSENBUSCH[2]) die voneinander unabhängige Teilung beider Gebilde seit den Untersuchungen von KÜHN und von SCHUCKMANN[3]) feststeht.

Auch bei *Prowazekella* liegen gleiche Verhältnisse vor. Reden wir also mit JANICKI bei Polymastiginen und Hypermastiginen von einem Blepharoplast, so müssen wir auf Grund der cytologischen Tatsachen entweder eine Verschmelzung der Basalkörner mit einem solchen annehmen, wofür der Beweis aussteht, oder aber wir entschließen uns dazu, die Vereinigung der Basalkörner zu einem kompakteren Gebilde Blepharoblast zu nennen, damit aber berauben wir uns selbst der Möglichkeit, durch eine scharfe Begriffsbestimmung zu einer vergleichenden Betrachtung der Protozoenorganelle vorzudringen.

Trotz alledem halte ich die von JANICKI vorgebrachten Gedankengänge für fruchtbar und durchaus nicht für unmöglich, daß genaue Untersuchungen manches davon fester begründen, als es leider zurzeit möglich erscheint.

Ganz abweichend von mir stellt sich jedoch JANICKI die Entstehung der Achsenstäbe vor. Er bringt den von ihm so benannten GRASSI'schen Teilungstyp in direkte Beziehung zu der Herausbildung eines Zellskelettes, veranlaßt durch die, meiner Überzeugung nach, irrtümliche Auslegung bestimmter Teilungsbilder. Auch er gibt, wie ich es im Gegensatz zu DOBELL, sowie KOFOID und SWEZY getan habe, an, daß das alte Axostyl zugrunde geht.

Die fadenförmige Zentralspindel soll nun zur Grundlage für die Achsenstäbe der Tochtertiere werden. „Es war meines Erachtens bei höheren Flagellaten das „Bedürfnis" nach inneren Stützstrukturen, welches auf den Kernteilungsmodus prinzipiell umgestaltend gewirkt hatte, indem die intranucleären Centren den Kern verlassen haben und bei der Teilung eine extranucleäre stabförmige, dem Kern sich anschmiegende Zentralspindel abgaben, welche ihrerseits in der Folge als Grundlage der Axialstrukturen Verwendung finden konnte" (l. c. p. 681).

[1]) Journ. micr. science 1909 T. 53.
[2]) Arch. f. Protistenk. 1909 Bd. 15.
[3]) Zool. Jahrb. 1912 Suppl.-Bd. 2.

Während früher (K. 1914) das von mir zur Entstehung der Achsenstäbe dargebrachte Abbildungsmaterial, namentlich da ergänzende Überzeichnungen auf Seidenpapier beim Druck weggelassen werden mußten, nur spärlich war, glaube ich jetzt, mit hinreichender Überzeugungskraft nachgewiesen zu haben, daß von einer Entstehung der Achsenstäbe aus der Centrodesmose zum mindesten bei *Trichomonas* keine Rede sein kann. Ich verweise auf die auch von mir beobachtete Aufhellung längs der Centrodesmose, die nicht selten als erster Ausdruck der Plasmateilung gefunden wird. Besonders möchte ich auch darauf aufmerksam machen, daß bei *Devescovina striata* an den Tochterkernen, im Halbkreis sie umgebend, kleine mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende Körner von Janicki beobachtet wurden. „Ihre Bedeutung ist mir nicht klar, vielleicht sind sie mit den Körnern, welche um den oberen Teil des Achsenstabes im Ruhestadium gelegentlich angetroffen werden, identisch" (l. c. p. 584). Die gleichen Bilder habe ich selbst besonders bei *Trichomonas caviae* beobachtet und abgebildet (Taf. VI Fig. 81, vgl. besonders die Besprechung im Texte weiter oben!).

Vor kurzem habe ich (K. 1917) die Frage des Parabasalapparates ohne Kenntnis der bereits vorliegenden Janicki'schen Untersuchungen besprochen. Wir befinden uns auch hier grundsätzlich in Übereinstimmung.

Wer sich der Mühe unterzogen hat, meinen Ausführungen zu folgen, wird gleich mir zu der Überzeugung gelangen, daß noch viel ernste Arbeit bis zur völligen Klärung aller Fragen, die wir berührt haben, nötig ist. Jedenfalls ist eine Entscheidung durch bloß literarische Arbeit kaum zu erhoffen, selbst wenn sie sich auf ausgedehnte und gründlichste Kenntnisse über Protozoen stützen könnte.

Tafelerklärung.

Die mit „E“ versehenen Abbildungen sind von der Malerin ROSE EISNER, Berlin, die mit „K“ versehenen vom Autor gezeichnet. Soweit nichts anderes bemerkt ist, handelt es sich um die Wiedergabe mit Sublimateisessig fixierter, nach HEIDENHAIN gefärbter Präparate mit Hilfe des Zeichenapparates und Zeichentisches von ZEISS. Objektive: 1,5 mm Num. Ap. 1,3; 2 mm Num. Ap. 1,4. ZEISS mit den Comp. Oc. Kondensorsystem num. Ap. 1,4.

Tafel 8.

Fig. 1. *Trichomonas muris* HARTM. Vegetativstadium. Randfaden der undul. Membran, wie im Präparat nicht selten, vom Plasma größtenteils losgelöst. Basalkörper, 3 Geißeln, Achsenstab. Vorne ventral das Cytostom. Kern mit in Brocken verteiltem Chromatin. 1,5; 12. E.

Fig. 2. Desgl. Sehr großer Kern mit Pseudospiremstruktur. 2,18. K.

Fig. 3. Desgl. Auf einem deutlichen Kernnetz Chromatin in Körnchen und Brocken, Fütterung des Periplastes. 1,5; 12. E.

Fig. 4. Desgl. Kern mit wolkig-wabigem Inhalt und Randnucleolus. 1,5; 12. K.

Fig. 5. Desgl. Im Kern schleifenartig angeordnete chromatische Granula. Deutlich körniger Basalkörper. Achsenstab vorne aufgebauscht. 2; 12. K.

Fig. 6. Prophase des Kernes. In Knotenpunkten eines zarten Kernnetzes fließt das Chromatin zusammen in 7—8 Kondensationspunkten. Zum Teil ist erkennbar, daß die entstehenden Chromosomen längs gedoppelt sind. Neue Basalfibrille. An ihr distal deutlich eine zarte neue undul. Membran erkennbar. Ihr Verhalten über dem Kern nicht erkennbar. Granulationen am Vorderende des Achsenstabes. 1,5; 18. E.

Fig. 7. Desgl. Etwas jüngeres Stadium. 1,5; 18. E.

Fig. 8. Desgl. Umrißzeichnung des Tieres mit Kern. Darin mindestens 7 Chromosomen, zum Teil längs gedoppelt. 1,5; 18. E.

Fig. 9. Desgl. Im Kern 8 Chromosomen. Unterschiede in Größe und Form beruhen zum Teil auf räumlicher Anordnung. Centrodesmose. Zarte neue Basalfibrille mit ihr dicht anliegenden Körnchen. Achsenstab! 1,5; 12. K.

Fig. 10. Desgl. Im Kern 8 Chromosomen von sehr verschiedener Gestalt und Größe in Ausbildung. 1,5; 12. E.

Fig. 11. Desgl. 7 sicher trennbare Chromatinanhäufungen in 6 deutlich getrennten Gruppen. Junge Basalfibrille im Auswachsen. 2; 18. E.

Fig. 12. Chromatischer geknäulter Faden im Kerninnern eines Tieres, dessen Organisation sonst keine Andeutung einer Teilung zeigt. 1,5; 18. E.

Fig. 13. Prophase mit ineinander laufenden Chromosomen in 5 Gruppen. Durch Gebrauch des Mikrometers sind deutlich 8 Verdichtungszentren nachweisbar. Zarte neue Basalfibrille. An dieser der äußerst zarte Saum der neuen undulierenden Membran. 2; 18. K.

Fig. 14. Umrißzeichnung mit Kern. Darin 8 Verdichtungscentren chromatischer Substanz. Ax. = Achsenstab, Cyt. = Cytostostom. 2; 18. K.

Fig. 15. Im Kern 7 Chromosomen, sich zum Teil überlagernd, deutlich erkennbar. 2. Basalkörper über dem Kern. 2. Basalfibrille mit undulierender Membran in Ausbildung. 1,5; 12. E.

Fig. 16. Im Kern Chromatin in 7 gesonderten Gruppen, davon 6 einfache längsgedoppelte, aus Granulis zusammengesetzte Chromosomen, die rechte aus 2 in verschiedenen Ebenen übereinanderliegenden Chromosomen zusammengesetzt. 2. Basalfibrille. 1,5; 18. E.

Fig. 17. 8 deutlich getrennte längsgeteilte Chromosomen von anscheinend verschiedener Größe. 1,5; 18. E.

Tafel 9.

Fig. 18. Prophase des Kernes. 8 Chromosomen, davon sechs bei mittlerer, eins bei hoher, eins bei tiefer Einstellung (die letzten im Umriß eingezeichnet. Neue Basalfibrille umkreist spiralig den Kern von oben nach unten. Ihr Zusammentreffen mit der Centrodesmose (cd) ist nicht gezeichnet. Alter Achsenstab bei tiefster Einstellung ganz oberflächlich gelagert. Scheide in granulärem Zerfall. 2; 18. K.

Fig. 19. „Innenkern"-artige Zusammendrängung der Prophasenchromosomen in einem spindligen, dunkler gefärbten Felde. 8 Chromosomen abgrenzbar. 2; 18. E.

Fig. 20. Ungefähr 7 Chromosomen. 15; 18. E.

Fig. 21. Deutlich 8 Chromosomen in verschiedener räumlicher Lagerung, Gestalt und Größe. 2; 18. K.

Fig. 22. Relativ kleiner Prophasenkern mit in 4 Gruppen angeordneten 8 Chromosomen. Die Strichrichtung des einzelnen Chromosomen ist in den Paaren nicht gleichsinnig. Distales Ende des Achsenstabes am Kern. 1,5; 18. K.

Fig. 23. Metaphase des Kernes. Chromosomen drängen sich zentral plattenartig zusammen. 4 Stränge, an zwei von diesen eine deutliche Verkoppelung zweier Chromosomen, Ende zu Ende erkennbar (?). Zarte intranukleäre Spindelfasern. Zweite undul. Membran in noch etwas schwächerer Ausbildung als die alte, aber nahezu völlig gebildet. 1,5; 18. E.

Fig. 24. Umrißzeichnung. Im Kern zentral 4 gewundene chromatische Massen. 2; 12. K.

Fig. 25. 8 Chromosomen im Kern, nicht genau paarweise geordnet. Anscheinend in die Metaphase eintretend. 2; 12. K.

Fig. 26, 29. Wenig klare metaphatische Bilder, siehe Text. Man beachte das Verhalten der neuen undul. Membran.

Fig. 27. Sehr zeitige Entstehung junger Achsenstäbe, die in verschiedenem Sinne über den Kern kreuzen.

Fig. 29. Ein junger Achsenstab deutlich erkennbar. 1,5; 18. K.

Fig. 30. 4 klare Chromosomen je 2 und 2 in einer Ebene. Deutliche Spindel im Kern, vgl. Fig. 104. Detailbild des Kernes. 1,5; 12. E.

Fig. 31. 4 gewundene chromatische Fäden in zentraler Lage eingebettet in eine schwächer färbbare Matrix. 1,5; 18. E.

Tafel 10.

Fig. 32. 7—8 Chromosomen in Prophase. 1,5; 18. E.

Fig. 33. Desgl. Umlagerung zur Metaphase. 1,5; 18. E.

Fig. 34. Aufsicht auf das senkrecht gestellte Tier. Im Kern nur 5 Chromosomen erkennbar. 1,5; 12. E.

Fig. 35. Im Kern 8 deutliche fast gleich große Chromosomen, davon 7 in einer Ebene, eins bei tiefer Einstellung. 1,5; 18. E.

Fig. 36. Anaphase des Kerns, beginnende. Jederseits 4 geschwungene Chromosomen in schwächer färbbare Masse eingebettet. Spindelfasern ausgeprägt. 2 junge Achsenstäbe. Rest des alten. 1,5; 18. E.

Fig. 39. Desgl. Genaue Zählung nicht durchführbar. 1,5; 18. E.

Fig. 40. Jederseits 4 längliche nach Art einer Tonne angeordnete Chromosomen, leicht geschwungen. Ein Paar — matter im Ton angegeben — bei tiefster Einstellung. Deutliche Spindelfigur. Neue undulierende Membran mit äußerst körnig erscheinendem Randfaden. 1,5; 18. E.

Fig. 38. Späte Anaphase. Jederseits 4 stark kontrahierte Chromosomen, 2; 18. E.

Fig. 41. Desgl. aber etwas früheres Stadium. Jederseits noch 3 stark geschwungene Chromosomen. 1 Paar stark kontrahiert ist zurückgeblieben. 1,5; 18. E.

Fig. 42. Telophase. Jederseits 4 Chromosomen. 1,5; 18. E.

Fig. 37. Desgl. Chromosomenbestand nicht genau zählbar. Jederseits 3 Stränge genau sichtbar. Jederseits ein neuer Achsenstab im Auswachsen. Der alte als Stachel erhalten. 1,5; 18. E.

Fig. 43. Kernrekonstruktion. Jederseits ein neuer Achsenstab z. T. in optischer Verkürzung dargestellt. Rest des alten Stachel in der Nähe der Schnürfurche noch erkennbar. Centrodesmose erhalten. 2; 12. K.

Fig. 44. Bildung junger Achsenstäbe auf frühem Stadium (Prophase). Chromosomen noch nicht klar differenziert. Alter Achsenstab als Stachel erhalten. 2; 18. K.

Einige weitere Bilder von *Trichomonas muris* auf Tafel V und VII.

Tafel 11.

Fig. 45. *Trichomonas caviae* Davaine. Vegetatives Tier. Typischer wenig chromatischer Ruhekern. Keinerlei Anzeichen von Teilung! Geschwungenes Parabasale, rechts vom Kern, wenn die Basalfibrille als Rückenlinie gedacht ist. Delafild's Hämatoxylin. 2; 8. K.

Fig. 46. Desgl. Sehr großer, diffus gefärbter Kern mit kleineren, peripher abgebautem (?) Nucleolus (häufiges Bild). Tier im Umriß. 2; 18. E.

Fig. 47. Tier mit sehr blassem, etwas buchtigem Kern mit sehr deutlicher Kernmembran häufig. 1,5; 12. E.

Fig. 53. Prophase der Teilung. Vorderende eines Tieres mit Kern. Darin 8 deutliche Chromosomen. 1,5; 18. E.

Fig. 54. Tier in Teilung. Im Kern 8 nahezu gleich große Chromosomen. 1,5; 18. E.

Fig. 55. Desgl. Im Kern 7 Chromosomen deutlich abgrenzbar. Zweite Basalfibrille umkreuzt den Kern. Zarte undulierende Membran an ihr! 1,5; 18. K.

Fig. 56. Späte Prophase. Beginn der Spindelbildung. 7 Chromosomen deutlich getrennt. 1,4: 18. E.

Fig. 49. Desgl. 4 chromatische Stränge in unregelmäßig geformtes grau gefärbtes Matrix. 2 Neugebildete Achsenstäbe. Rest des alten 2; 12. K.

Fig. 57. Prophase. Im Kern 8 Chromosomen. 2 decken sich weitgehend. Zweite Basalfibrille mit neuer undulierender Membran.

Fig. 58. Metaphase. Chromosomen in eigenartig verschlungener paarweiser Anordnung (vollzogene Längsspaltung?) in dichtere Substanz eingebettet. Zahlenmäßige Abgrenzung nicht möglich. 1,5; 18. E.



Fig. 50. Späte Metaphase. Chromosomen im Kern nicht deutlich analysierbar, da nicht sehr distinkt gefärbt 4 sich auseinanderziehende chromatische Stränge. An einem Pol mit der alten undulierenden Membran großes, wenig scharf umgrenztes Parabasale, am anderen ein zartes neues Cytostom erhalten. Nicht alle Geißeln gezeichnet. 2; 12. K.

Fig. 59. Anaphase. Chromatin weicht in langen Strängen polwärts, rechts 3, links 4 Stränge abgrenzbar. 1,5; 18. E.

Fig. 51. Rekonstruktion der Tochterkerne. Centrodesmose noch erhalten. Jederseits junger Achsenstab. Jederseits Parabasale von nicht mehr bedeutender Differenz der Ausbildung. 2; 12. K.

Fig. 52. Desgl. Tier ohne Parabasalia!

Fig. 60. Kerne stark gebläht und sehr blaß bis auf symmetrisch angeordnete kleine Nucleolen an den distalen Kernenden beider Tochtertiere. Jederseits Bildung eines neuen Achsenstabes, kenntlich besonders im unteren Tier durch die zarten proximal anliegenden Granulationen. 1,5; 12. K.

Tafel 12.

Fig. 61. *Trichomonas augusta* Alexeieff. Schwimmform. Cytostom mächtig entwickelt. Achsenstab von sehr großem Basalkörper abgeschlossen. Basalfibrille in maximalster Krümmung. Undulierende Membran mit starker Stützfibrille. Plasmateil gestreckt. Geißeln in Peitschenform. Kern dunkel, diffus gefärbt. 1,5; 18. E.

Fig. 62. Desgl. Tier mit schwachem Parabasale. Man beachte den streng parallelen mit jeder Biegung sich kreuzenden Verlauf der Fibrillen der undulierenden Membran, aus dem hervorgeht, daß sie in einer Lamelle untereinander verlaufen. 2; 8. K.

Fig. 63. Kleineres Tier, typische Schwimmform. 2; 8, K.

Fig. 64. *Trichomonas muris.* Der Achsenstab dieses Tieres nähert sich dann der *Tr. augusta* in seiner Struktur. 2; 18. K.

Fig. 68. *Tr. muris.* Desgl. Verhalten des Achsenstabes. Prophase des Kernes. 8 noch ungleiche Chromosomen. Im Tier Haufen gefressener Coccen. 2; 18. K. Dazu 70.

Fig. 65. *Tr. augusta.* Konturzeichnung. Die Fibrillen der undulierenden Membran haben sich nach Zerstörung dieser, so weit es ging, umeinander abgewickelt. 2; 8 K.

Fig. 66/67. Prophase (67 Detailbild des Kernes 2; 12 etwa 7 Chromosomen) Undulierende Membran nur in erster Windung gezeichnet. Achsenstab im ganzen vom Basalkörper abgelöst. 2; 8. K.

Fig. 69. Umrißzeichnung. Etwa 7 Chromosomen im Kern in Bildung. 2; 12. K.

Fig. 70. *Tr. muris.* Kern in Prophase. 8 Konzentrationspunkte des Chromatins erkennbar. Centrodesmose über dem Kern. 2. Basalfibrille um ihn kreuzend. Habitus sehr dem der *Tr. augusta* ähnelnd! Coccenhaufen im Plasma. 1,5; 18. K.

Fig. 71. *Tr. augusta.* Metaphase. Längsspaltung der Chromosomen (?) Zahlenmäßige Abgrenzung unmöglich. Vgl. 58. 1,5; 18. E.

Fig. 72. Prophasenkern mit 4 deutlichen Gruppen von Chromosomen, Aufsicht auf das Tier vom Mundende aus. 1,5; 18. K.

Fig. 73. Innenkernartige Zusammenballung der Chromosomen (Chromatinkörper). Zählung nicht durchführbar. 1,5; 18. K.

Fig. 74. Umstellung zur Metaphase. 4 anscheinend gedoppelte Chromosomenmasten. 1,5; 18. E.

Fig. 75. Frühe Anaphase. Je 3 Chromosomen langgezogen, das 4. Paar kuglig. 1,5; 18. E.

Fig. 76. Späte Anaphase. Jederseits deutlich 4 Chromosomen. Kern schräg gestellt. 1,5; 18. E.

Tafel 13.

Fig. 77. *Tr. augusta.* 2 neue Achsenstäbe in verschiedener Höhe (t der bei tiefer, h der bei hoher Einstellung scharf sichtbare Achsenstab). Granula fast noch bis zum Ende des Axostyls. 1,5; 18. E.

Fig. 78. *Tr. augusta.* Umrißzeichnung. Granula der beiden jungen Achsenstäbe. Kelchgranula und Rest des alten Achsenstabes. 2; 18. K.

Fig. 79. *Tr. muris.* Plasma stark gefärbt nur angedeutet. 2 junge Achsenstäbe. Rest der Centrodesmose. 2; 12. K.

Fig. 80. *Tr. augusta.* Sehr junge Achsenstäbe. Stachel des alten rechts oben noch erhalten. An jedem Kern ein Parabasale, unscharf begrenzte Centrodesmose. Hyaline Aufhellung zwischen den Tochtertieren. 1,5; 18. E.

Fig. 81. *Tr. augusta.* Umrißzeichnung. Die Granula zeigen den Verlauf der beiden jungen Achsenstäbe deutlich an. Beide undul. Membranen bereits deutlich mit Stützfibrille versehen. 2; 12. K.

Fig. 82. *Tr. muris.* Typische Endstellung der Teilungstiere vor der Trennung. Entstanden durch Durchschnürung im Hyaloplasma. Centrodesmose mittlings zerrissen. 2; 8. K.

Fig. 83. *Tr. augusta.* Die beiden neuen Achsenstäbe z. T. in optischer Verkürzung infolge des Verlaufes. Rest des alten Achsenstabes geknickt und geschrumpft zwischen den beiden jungen Achsenstäben. 1,5; 18. E.

Fig. 84. *Tr. augusta.* 2 junge Achsenstäbe bei erhaltenem Rest des alten. 2; 18. K.

Fig. 85. *Tr. augustu.* Umrißzeichnung, jüngeres Stadium. Kapitale Granula des alten Axostyls verteilt. An jedem Kern ein zartes Parabasale. 2; 18. K.

Fig. 86. Desgl. Das stark überfärbte Plasma nur angedeutet. Durch die Überfärbung äußerst klar hervortretende Achsenstäbe. Centrodesmose mittlings zerrissen. 2; 18. K.

Fig. 87. Ähnliches Tier. Bildung der Achsenstäbe noch weiter vorgeschritten. 2; 18. K.

Fig. 88. Jung gebildete Achsenstäbe. Alter noch in großem Umfange erhalten. Seine Granula diffus verstreut. Chromosomen des Kerns körnig zerfallen. 2; 18. K.

Fig. 89. *Tr. caviae.* Vegetatives Tier. Zeigt den bandartigen Parabasalapparat am Kern. 2; 18. K.

Tafel 14.

Fig. 90. *Trichomonas mirabilis n. sp.* Trophozoit. Diffus gefärbter Kern mit Parabasale. Undul. Membran ohne Basalfibrille. Achsenstab mit Kelch und seinen Granulationen darin. 1,5; 18. E.



Fig. 91. Desgl. Vorbereitung zur Teilung. Auf der Unterseite des Tieres ist eine sehr zarte zweite undul. Membran nachweisbar, deren proximaler Verlauf vom Kern verdeckt ist. Kern, dessen Membran sehr stark gefärbt ist, enthielt 4 fast ungefärbte Chromosomen von anscheinend gleicher Größe. 1,5; 18. E.

Fig. 93. Ähnliches Tier. Proximale Verbindung des Achsenstabes undeutlich geworden. Granula am Kern zusammengedrängt. 1,5; 18. E.

Fig. 94. Kern mit 4 noch im Lumen verteilten Chromosomen zwischen den beiden Basalkörpern. Perinucleäre Zone dichten Plasmas. Unter dem Kern nach rechts größeres altes Parabasale, über ihm nach links neues. 1,5; 18. E.

Fig. 95. Telophase in Cyste. In jedem Kern 4 Chromosomen, links verbackend. 1,5; 18. E.

Fig, 92. *Trichomonas batrachorum* Perty. Vorne starke Entwicklung des cytostomalen Hyaloplasmas. Charakteristische hohe undulierende Membran mit wenigen Windungen. Relativ zart eBasalfibrille mit anliegenden mehreren Reihen von Körnchen. 1,5; 12. E.

Fig. 98. Desgl. Kern mit Amphinucleolus (Binnenkörper). Undul. Membran mit schwacher Randfibrille in wenigen Bindungen. Gefreßnes Bakterium links im Plasma. 1,5; 12. E.

Fig. 96. Prophase im Kern ungefähr 7 Chromosomen. 1,5; 18. K.

Fig. 97. Desgl., aber 8 Chromosomen deutlich zählbar. Größe gleich bis auf ein länger gestrecktes Segment. 1,5; 18. E.

Fig. 99—104. Prophasenkerne von *Trichomonas muris*. 1,5; 18. K. u. E.

Fig. 105. Kern des Tieres Fig. 31. Skizze entspr. 36facher Lupenvergrößerung 1,5; 18×2.

Fig. 106—110. Weitere ähnliche Prophasenkerne.

Fig. 111. Prophasenkerne mit Chromosomen in 4 Gruppen. 1,5; 18. E.

Fig. 112. Kern mit 8 sehr deutlichen Chromosomen. 1,5; 18×2.

Fig. 113. Prophasenkern mit 7—8 Chromosomen. 2,0×18. K.

(Aus der Zoologischen Station in Helder.)

Die Cytologie von *Noctiluca miliaris* im Lichte der neueren Theorien über den Kernbau der Protisten.

Von

Dr. A. C. J. van Goor.

(Hierzu Tafel 15 u. 16.)

Inhalt.

Kapitel I.

Einleitung.

Nachdem ich mich während meines mehr als zweijährigen Aufenthaltes am Meere in der Zoologischen Station in Helder mit einem eingehenden Studium der Meerleuchte, *Noctiluca miliaris*, beschäftigt

habe, erlaube ich mir im Folgenden die Befunde und Resultate meiner Untersuchungen der Öffentlichkeit zu übergeben, wobei es mir eine angenehme Pflicht ist, den Herren Prof. Dr. Th. J. Stomps in Amsterdam und Dr. H. C. Redeke, Direktor der Zoologischen Station in Helder, an dieser Stelle öffentlich zu danken.

Das Material für meine Untersuchungen, die Noctiluken, stand mir von April bis November in beliebigen Mengen zur Verfügung. Das Meereswasser bei Helder hat gewöhnlich einen Salzgehalt von ungefähr 30 ‰, bisweilen aber jagt ein Sturm aus dem Nordwesten das Meereswasser in die Zuidersee hinauf; dann steigt der Salzgehalt bei uns bis zu 33 ‰ und setzt uns in den Stand das Benehmen der Noctiluken bei höherem Salzgehalte zu untersuchen.

Immer habe ich für Mikrotomschnitte nur diejenigen Noctiluken verwendet, welche ich unmittelbar nach dem Fange fixiert hatte. Die sorgfältig in Paraffin übergeführten Noctiluken habe ich auf zwei Weisen geschnitten. Erstens brachte ich in Gelatinzylinder größere Mengen von Noctiluken zusammen, welche in Massen geschnitten wurden. Zweitens orientierte ich eine einzige *Noctiluca* neben einem unregelmäßigen Stückchen dunkel gefärbtem Ulvablatt, das die Schnittrichtung angeben mußte und eventuell mitgeschnitten wurde.

Für die Untersuchung der Präparate benutzte ich eine 2-mM Apochromat-Ölimmersion von Zeiss, N. A. 1,40; die Figuren habe ich mit einem Zeichenapparat von Zeiss angefertigt.

Kapitel II.

Die früheren Untersuchungen über *Noctiluca*.

Im Jahre 1885 wurde von Bütschli eine Übersicht desjenigen, was damals über *Noctiluca* bekannt war, zusammengestellt, wobei er sich vornehmlich auf die Untersuchungen von Cienkowski und Robin stützte. Später wurde *Noctiluca* von Ishikawa, Calkins und Doflein genauer untersucht.

Da die bekannten Tatsachen in verschiedenen Arbeiten, z. B. von Doflein (1916) zusammengefaßt worden sind, glaube ich hier auf eine ausführliche Beschreibung der Tiere verzichten zu können.

Wenn wir aber aus den verschiedenen Untersuchungen die übereinstimmenden und deshalb zuverlässig festgestellten Tatsachen zu-

sammenzubringen versuchen, zeigt es sich, daß nur wenige Punkte der *Noctiluca*-Cytologie als wirklich feststehend betrachtet werden können. Am wenigsten übereinstimmend sind die Angaben über den Bau des Ruhekernes, aber auch die Teilung, die Kopulation und die Sporulation zeigen noch viele Kontroversen, welche einer endgültigen Entscheidung bedürfen.

1. In Hinsicht auf den Bau des Ruhekernes können wir sagen, daß wir uns ganz und gar im Unsichern befinden, da Ishikawa und besonders auch Calkins und Doflein, welche sich als tüchtige Untersucher erwiesen haben, hinsichtlich dieser Frage zu ganz entgegengesetzten Resultaten gelangt sind.

Während Robin und Vignal den Ruhekern für homogen erklärten, beschrieb Cienkowski amöboide Kontraktionen des Kerninhalts, der mit Fäden an der Kernwand verbunden blieb (vgl. unsere Fig. 17). Plate fand, daß Reagentien im Kerne eine körnige Struktur und Nukleolen sichtbar machten, leider hat er keine Bilder veröffentlicht.

Ishikawa beschrieb im Kerne Chromosomen, welche aus 10—12 Mikrosomen oder Chromomeren zusammengesetzt waren. Anfänglich zählte er 10, später sah er Kerne, wo er gewiß mehrere Chromosomen zählen mußte. Oft waren seine Chromosomen angeschwollen, was er der Wirkung der Essigsäure zuschreibt (1894, Fig. 42). In einigen Kernen, welche er für Prophasen der Teilung hielt, sah er die Chromosomen ringförmig gestaltet oder in 2 oder 4 kleinere Teile gespalten.

Calkins fand im Ruhekerne eine Menge chromatischer Körner ohne achromatisches Kerngerüst und 8—11 chromatische Brocken. Er färbte die Schnitte mit dem Ehrlich-Biondi'schen Gemisch und erhielt rote Körner, während die Brocken eine grüne Farbe zeigten. Deshalb erklärte er, daß die Körner aus Oxychromatin, die Brocken, welche er als Caryosomen [1]) beschrieb, aus Basichromatin bestanden. In einigen Kernen fielen die Caryosomen in kleinere Körner auseinander und sollten in der Prophase die Chromosomen bilden. Außerdem fand er in jedem Kerne ein großes Centrosom und in der Prophase zwei kleine Körner, welche aus dem Kerne hinaustraten.

Doflein bildet deutlich ein achromatisches Kerngerüst ab „in Form eines alveolären Netzwerks“ (1900, S. 9) mit chromatischen Körnchen. Im Kerne findet er eine Anzahl rundlicher bis ovaler,

---

[1]) Diese Gebilde dürfen nicht verwechselt werden mit den im letzten Kapitel erwähnten Caryosomen Hartmann's.



nach außen scharf begrenzter Nucleolen, welche er für identisch erklärt mit den Chromosomen Ishikawa's und den Caryosomen Calkins'. Diese Nucleolen scheinen oft durch eine Vakuole oder besser einen hellen Hof umschlossen zu sein, denn Doflein sagt (1900, S. 11): „während gewöhnlich in der gefärbten Masse oberflächliche Vakuolen liegen und die Nucleolen zu enthalten scheinen" (1900, Fig. 1). Nach Doflein ist die Grundsubstanz der Nucleolen ebenfalls netzförmig und mit Chromatinkörnern ausgefüllt. Bei Färbung mit Boraxkarmin und Berlinerblau färbten die Chromatinkörner in den Nucleolen sich rot, die Grundsubstanz blau. Doflein erklärte damals, daß die Nucleolen aus Plastin und Chromatin bestanden. Später (1916, S. 14) äußert er sich in betreff dieser List'schen Blaufärbung weniger positiv.

Doflein erhielt auch Kerne, welche eine ganz andere Struktur aufwiesen. Seine Fig. 6 zeigt einen nicht ganz runden aber seitlich eingebuchteten Kernschnitt, in welchem vier Lücken vorhanden sind mit feinen roten und blauen Strängen. Vielleicht bereitet ein solcher Kern sich zur Teilung vor (1900, S. 11), „möglicherweise sind diese Bilder auch als in den Zyklus vegetativer Veränderungen gehörig zu betrachten" (l. c. S. 11). Auch Doflein's Fig. 3 bildet einen abweichenden Kern ab, die Nucleolen sind hier abnorm vergrößert und chromatinarm. Auch solche Kerne müssen gewiß in den Zyklus vegetativer Veränderungen gestellt werden, da Doflein sagte: „Diese vegetativen Veränderungen finden ihren Ausdruck hauptsächlich in Zahl und Größe der Nucleolen, sowie in deren wechselndem Chromatinreichtum" (l. c. S. 11).

Aus den Beschreibungen von Ishikawa, Calkins und Doflein geht hervor, daß man ja nichts in den Bau des Ruhekerns als festgestellt betrachten kann. Eine verschiedene Erklärung derselben Bilder kann nicht die Ursache dieser Kontroversen sein. Die Abbildungen beweisen jedenfalls, daß sich in den Präparaten der genannten Autoren so ganz verschiedene Bilder fanden, daß man kaum glauben könnte, daß die Abbildungen sich auf denselben Organismus beziehen.

Von großer Wichtigkeit für das Verständnis der Teilung ist es, den Kernbau von *Noctiluca* genau zu untersuchen. Noch vielmehr ist es in bezug auf eine Vergleichung mit den Strukturen anderer Protistenkerne und besonders wegen des Vorhandenseins einer neuen zusammenfassenden Kerntheorie der Protisten wünschenswert, ebenso die Kerne der Cystoflagellaten zur Vergleichung herbeiziehen zu können.

Deshalb meinte ich nicht vergebens zu arbeiten, wenn ich den Kernbau von *Noctiluca* untersuchte, besonders dann wenn ich die Untersuchung vermittels sehr vieler Fixierflüssigkeiten ausführte. Denn es lag ganz nahe, die großen Verschiedenheiten in den Angaben über den Kernbau wenigstens zum Teil der Wirkung verschiedener Fixierflüssigkeiten zuzuschreiben.

2. Die Kernteilung ist genauer bekannt. Infolge einer Zusammenziehung des Protoplasmas unter dem Einfluß des Kernes entsteht eine Sphäre (Archoplasma von Ishikawa) neben dem Kerne. Die Sphäre gestaltet sich hantelförmig. Der Kern biegt sich um die Teilungsspindel der Sphäre, verlängert sich dann und die Teilung des Kernes findet meistens unmittelbar nach jener der Sphäre statt. Das Chromatin ist dabei in körnigen parallelen Längsreihen angeordnet. Doch bestehen bei der Teilung nicht weniger als sechs ungelöste Fragen:

1. Calkins behauptet, daß die Sphäre auch neben dem Ruhekerne vorhanden ist, was Doflein bestreitet.

2. Ishikawa erwähnt das Vorhandensein von Centrosomen an den Kernpolen; Calkins findet ein Centrosom im Ruhekerne; Doflein verneint das Vorkommen von Centrosomen bei *Noctiluca* ganz und gar.

3. Ishikawa und Calkins beschreiben Chromosomen; Doflein findet nur Chromatinkörner.

4. Calkins erwähnt eine eigentümliche Äquatorialplatte, welche von Doflein nicht gefunden wurde.

5. Calkins meint vermittels der Ehrlich-Biondi'schen Färbung zeigen zu können, daß die Chromosomen aus den auseinandergefallenen Caryosomen des Ruhekerns entstehen und weiter, daß während der Anaphase die Caryosomen wieder hergestellt werden. Doflein findet in den Teilungsfiguren Plastinreste der Nucleolen.

6. Ishikawa findet eine Längsspaltung der Chromosomen in zwei Hälften; bei den Sporulationsteilungen teilt jedes Mikrosom sich sogar in vier Teile. Calkins findet nur stets Zweiteilung der Chromosomen. Doflein nahm niemals Spaltungen der Chromatinkörner wahr.

3. Ishikawa sah einmal, daß aus der Kopulation zweier Noctiluken ein tentakelführendes Individuum entstand. Ebenso sah er einmal, daß in zwei kopulierenden Noctiluken die Kerne nicht verschmolzen und sich nebeneinander teilten. Dann trennten die

Individuen sich wieder, wobei jedes zwei nicht zusammengehörige Kernhälften erhielt, welche später verschmolzen. Doflein behauptet, daß diese Beschreibung auf einer irrtümlichen Deutung der Teilungsbilder beruht. Nach Cienkowski, Plate und Doflein verschmelzen nicht nur die kopulierenden Noctiluken aber ebenso die Kerne. Doflein sagt später (1916, S. 635), daß es möglich ist, daß die sog. Kopulation der Noctiluken nur eine Plasmogamie, d. h. eine vorübergehende Verschmelzung der Plasmaleiber sei, und daß vielleicht die Schwärmsporen kopulieren.

4. Hinsichtlich der Sporulation ist festgestellt, daß ein Individuum vermittels wiederholter Sphäre- und Kernteilungen 500 bis 1000 Knospen erzeugt, welche sich ablösen und umherschwimmen. Ob sie ohne weiteres zu kleinen Noctiluken werden, wissen wir nicht. Wenn aber eine Kopulation zweier Noctiluken nachgewiesen ist, ist die direkte Entwicklung der Knospen sehr wahrscheinlich. Strittig ist noch die Frage, ob die Sporulationsteilungen gleichzeitig (Doflein) oder ungleichzeitig (Ishikawa) stattfinden können.

5. Der Zusammenhang zwischen diesen drei Vorgängen besonders der Kopulation und der Sporulation ist ganz unsicher. Cienkowski und Doflein vermuteten, daß die Sporulation unmittelbar nach der Kopulation folgte. Letzterer stützte sich auf die Beobachtung, daß sich in seinem konservierten Materiale Exemplare vorfanden, „deren Masse zwei konjugierten Exemplaren entsprach“ (l. c. S. 5). Nach der Beschreibung von Ishikawa sollte im ersten Falle ein tentakelführendes Individuum entstanden sein und ist die Sporulation ganz unabhängig von der Kopulation. Im zweiten Falle sollte in jedem der zwei Individuen die Sporulation auftreten, was aber nicht immer sogleich geschehen sollte.

6. Wenn die Kopulation sich wirklich vorfindet, muß auch eine Reduktionsteilung stattfinden. Diese besteht nämlich ebenso bei anderen Protisten, welche in ihren Kernen keine bestimmte Chromosomenzahl besitzen. Doflein vermutete, daß vor der Kopulation Richtungskörper ausgestoßen werden. Er hat diese Ausstoßung aber nicht beobachtet.

7. Hinsichtlich der Kräfte, welche die Teilung zustande bringen, sind die Meinungen ebenfalls verteilt. Wenn man dem Centrosom Einfluß auf die Kernteilung zuschreiben will, so liegt es nahe mit manchen Autoren die Sphäre für das lokomotorische Zentrum zu halten. Calkins war der Ansicht, daß die Plasmafäden, welche die Sphärehälften verbinden, sich aktiv verlängern und dadurch die

Kernhälften und die Chromosomen auseinanderziehen. Doflein suchte die Bewegungsursache bei der Kernteilung in den Wänden der Kernalveolen.

Kapitel III.

Die Fixiermittel und die erhaltenen Kernbilder.

Im vorigen Kapitel, sub 1, habe ich schon ausgeführt, weshalb ich die Untersuchung der Kerne vermittels einer großen Menge Fixierflüssigkeiten in Angriff genommen habe. Ishikawa fixierte mehrmals mit Methylgrünessigsäure, die Kernfiguren Doflein's (1900, Fig. 1—6) beziehen sich alle auf „Osmiummaterial", die Kernbilder Calkins' sind größtenteils durch Fixierung mit Sublimat erhalten. Letzterer hat das Sublimat kalt und heiß angewendet, aber erwähnt nicht, welche dieser Methoden für die abgebildeten Kerne gebraucht worden war. Sehr verschiedene Resultate erhält man ebenfalls, je nachdem man die Fixierflüssigkeiten zum Meereswasser fügt oder sie unvermischt anwendet; keiner der Autoren aber macht uns darauf aufmerksam.

Ich beabsichtigte eine Einsicht in den Bau des lebenden Ruhekernes zu erhalten. Dazu hätte ich so verfahren können, daß ich meine Anschauungen vornehmlich auf jene Bilder stützte, welche durch Fixiermittel, die im allgemeinen die besten Resultate gewähren, erhalten wurden. Diese Arbeitsmethode ist aber ganz ungenügend, da wir nur selten wissen, ob die erhaltenen Kernbilder wirklich Zustände der lebenden Kerne veranschaulichen. Sogar der allgemein gebräuchlichen Fixierflüssigkeit von Flemming, welche meistens wegen der außerordentlich schnell tötenden Wirkung der Osmiumsäure gelobt wird, kann man nicht unbedingt trauen. Fischer erklärt (1899, S. 28): „das Gemisch sei erst recht geeignet, Artefakte zu erzeugen" und Chamberlain (1905, S. 17 und ebenso S. 214) sagt vorsichtig: „as fixing agents it seems possible that the traditional superiority of mixtures containing osmic acid has been overestimated". Vielmehr kann man erwarten, daß jedes Fixiermittel den Kerninhalt verändern und Artefakte erzeugen wird. Darum meinte ich sehr viele verschiedene Fixiermittel und Gemenge anwenden zu müssen. Besonders diejenigen Gemische wählte ich, welche in den ausgezeichneten Arbeiten von Lee und Mayer, Chamberlain, Strasburger und in der Dinoflagellatenliteratur ge-

rühmt werden. Trotzdem ich davon keine guten Resultate erwartete, habe ich auch einfache Fixiermittel benutzt, vornehmlich um ihre Wirkung auf die *Noctiluca*-Kerne gesondert kennen zu lernen.

Da die Diffusionsgeschwindigkeit bei höherer Temperatur größer ist, habe ich nicht versäumt bei einer solchen Temperatur zu fixieren, wobei die Lebensvorgänge noch nicht gehemmt werden, welche aber zugleich den Vorteil einer schnelleren Diffusion gewährte.

Aus den Untersuchungen von Massart geht hervor, daß die höchste Temperatur, welche die Noctiluken straflos ertragen, 35° C ist. Ich habe deshalb mit mehreren Flüssigkeiten bei 35° C fixiert. Ebenso wie Calkins habe ich auch Lösungen von 100° C angewendet und schließlich noch solche von 70° C.

Die erste Gruppe meiner Fixierungen ist jene mit Sublimat. Das Sublimat habe ich angewandt in konzentrierter wässriger Lösung, zum Meereswasser gefügt und unvermischt, ebenso 5% Sublimat in Alkohol von 30, 50 und 100%, ohne und mit 5% Essigsäure, kalt und bei Temperaturen von 35, 70 und 100° C. Zur Vergleichung benutzte ich auch reines Meereswasser von 70 und 100° C und Alkohol von 92 und 100% bei verschiedenen Temperaturen. Zuletzt gehört hier 20% Sublimat mit 5% Essigsäure in Meereswasser.

Die Zeit der Einwirkung nimmt man sehr verschieden, darum habe ich dieselbe variiert von einigen Minuten bis zu fünf Tagen und in einem Fall (4% Formalin) sogar zwei Monaten. Ich beabsichtigte damit zu untersuchen, ob man dadurch verschiedene Resultate erhält.

Die Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemenge sind die zweite Gruppe. Ich benutzte starke und schwache Flemming'sche Lösung, in verschiedenen Verhältnissen zum Meereswasser gefügt und unvermischt, mit verschiedenen Quantitäten Essigsäure von 5% bis auf eine Spur oder ganz ohne Essigsäure. Wieder habe ich bei Temperaturen von 35 und 70° C. fixiert. In dieser Gruppe gehören noch die von mir benutzten Gemische von Hermann und Merkel-Whitmann, die Chrom-Essigsäure nach Lo Bianco, ½% Osmiumsäure in Meereswasser und die Fixierungen in einem Tropfen 2% Osmiumsäure und im hangenden Tropfen über Osmiumdämpfen.

Zur Kaliumbichromatgruppe gehören ein Gemisch von 0,6% Chromsäure, 1,5% Kaliumbichromat und 5% Essigsäure nebst den Gemengen von Tellyesniczky, Müller und Zenker.

Zur Formolgruppe zähle ich die Fixierungen mit 4% Formalin in Meereswasser, Formolsublimat kalt und heiß und zum Meereswasser gefügt und die Fixierung nach Lewitzky mit Formol-Chromsäure und starker Flemming ohne Essigsäure.

Die Essigsäuregruppe enthält die Fixierungen mit $^1/_4$, $^1/_2$ und 1% Essigsäure und mit den beiden Gemischen von Carnoy, nämlich Alkohol-Essigsäure im Verhältnisse 3:1, und Alkohol-Essigsäure-Chloroform im Verhältnisse 6:1:3.

In der Pikrinsäuregruppe benützte ich gesättigte Lösungen von Pikrinsäure in destilliertem und in Meereswasser, Pikrin-Essigsäure (15 Volumina Pikrinsäurelösung und 1 Vol. Eisessig), Pikrinsalpetersäure in destilliertem und in Meereswasser, Pikrinschwefelsäure und Formol-Chloroform-Pikrinsäure nach Gilson.

Zuletzt habe ich fixiert mit Kupfersulfat nach Lo Bianco, Jod-Meereswasser, und den Gemengen von Juel und Guignard, letzterem auch ohne Essigsäure.

Da ich etwa 50 Kerne jeder Fixierung in Schnitten bei schwacher und starker Vergrößerung untersucht und die Resultate sorgfältig verglichen habe, gelang es mir bald in der Fülle der ganz verschiedenen Bilder eine Reihe von Typen nachzuweisen. Bestimmte Fixierungen lieferten mir oft ganz bestimmte Bilder. Anderswo fand ich verwandte Typen der Kernbilder in demselben Präparate. Durch die Vergleichungen war ich imstande über die Wirkung der einzelnen Fixiermittel, der Gemische und der Temperatur ins Klare zu kommen.

Die wichtigsten Resultate waren für mich, daß ich, gestützt durch Vitalfärbungen und die direkte Beobachtung der Einwirkung von Essig- und Osmiumsäure, einen Einblick in den Bau des lebenden Ruhekernes gewinnen konnte. Zugleich konnte ich feststellen, daß die meisten Fixiermittel eigentümliche Artefakte erzeugen.

Damit ich im folgenden Paragraphen den Kernbau aus den gefundenen Tatsachen näher erörtern kann, werde ich hier die Resultate der Vitalfärbungen, der Fixierung mit Essig- und Osmiumsäure und einige typischen Kernbilder beschreiben.

Über eine genaue Zusammenstellung der erhaltenen Bilder und der durch die Fixiermittel entstandenen Artefakte, deshalb auch über den relativen Wert dieser Fixiermittel, werde ich im Anschluß an Untersuchungen anderer Objekte später berichten, da ich der Ansicht bin, daß meine Anschauungen über die Wirkung der Fixiermittel in Zusammenhang mit Fischer's, Tellyesniczky's und Lunde-

gårdh's Resultaten über die Wirkung der Fixiermittel vielleicht nicht ohne Interesse sind.

Wenden wir uns jetzt zu den beobachteten Tatsachen, zuerst zu jenen der Vitalfärbungen. In bezug auf diese Vitalfärbungen war meine Erwartung nicht hoch gespannt, da Lee und Mayer der Ansicht sind, daß die lebenden Substanzen, besonders jene der Kerne, keine echte Färbung zeigen, wenn sie nicht durch den Farbstoff oder aus anderen Gründen in ihrer Vitalität geschwächt sind. Campbell dagegen erwähnt, daß er in den Haaren der Staubfäden bei *Tradescantia* die lebenden Chromosomen mit Methylviolett gefärbt habe und Kite und Chambers behaupten, daß es ihnen gelungen ist, lebende Kerne und Chromosomen mit Janusgrün blau und rot zu färben. Jedenfalls haben die Autoren, besonders durch die von letzteren gebrauchte Methode die untersuchten Objekte gewaltsam behandeln müssen.

Mehrere Farbstoffe, welche nach Lee und Mayer für Vitalfärbungen brauchbar sind, habe ich angewandt, die meisten in einer Lösung von 0,01 % in Meereswasser, gefügt zur gleichen Quantität Meereswasser mit Noctiluken, so daß die Verdünnung 0,005 % betrug. Bei dieser Verdünnung erhielt ich im allgemeinen die besten Resultate.

Ich benutzte frisch gefangene Noctiluken und auch solche, welche zwei Tage in einer Schüssel mit Meereswasser verweilt hatten und deshalb durchsichtiger waren, da sie keine Nahrungsreste enthielten. Neben jedem Präparate einer Vitalfärbung fertigte ich auch eines an, wozu ich einen Tropfen 1% Essigsäure fügte. Jede Färbung habe ich zwei- bis viermal wiederholt, und die Noctiluken nach 15 Minuten und 3 Stunden untersucht. In den Präparaten mit Essigsäure waren die Noctiluken nach 15 Minuten alle gestorben und die Kerne zeigten gefärbt oder ungefärbt den von Cienkowski beschriebenen Typus (vgl. unsere Fig. 17).

Da die Färbungen ganz verschiedene Resultate liefern, bespreche ich dieselben gesondert.

Methylviolett in genannter Verdünnung ist für *Noctiluca* tötlich, nach 15 Minuten war nicht mehr ein einziger Tentakel in Bewegung, der Kern war schwach violett, nach drei Stunden dunkelviolett.

Ich habe diesen Farbstoff ebenso angewandt in Verdünnungen von 0,001 und 0,0005 %. Die Färbung geht dann langsamer vor sich; im letzteren Falle lebten die Noctiluken noch nach 15 Minuten, der Kern war nach drei Stunden noch ungefärbt.

Bismarckbraun 0,005 % war ganz unschädlich, sogar nach drei Stunden lebten noch die meisten Noctiluken. Hier zeigte sich eine Eigentümlichkeit, die lebenden Tiere nahmen den Farbstoff so begierig in ihren Zellsaft auf, daß sie sich dunkelgelb von dem nur schwach gefärbten Wasser abhoben. Starben sie, dann entwich der Farbstoff allmählich. Mehrmals habe ich solche Noctiluken unter dem Mikroskop zerdrückt und beobachtet, daß die gelbe Farbe sich mit dem Zellsaft in die umgebende Flüssigkeit verbreitete. Durch diese Zellsaftfärbung war es unmöglich eine eventuelle Kernfärbung festzustellen. Bei den zerdrückten Exemplaren zeigte sich unmittelbar, daß Nahrungsreste, Plasma, die im Plasma enthaltenen Körner und ebenso der Kern gelb gefärbt waren. Der Kerninhalt hatte eine völlig homogene Beschaffenheit.

Die Resultate mit Toluidinblau und mit Neutralrot waren dieselben. Die lebenden Noctiluken färbten ihren Zellsaft, resp. dunkelblau (später blauviolett) und dunkelrot. Die Kerne der gestorbenen und zerdrückten Exemplare zeigten sich in Toluidinblau nach 3 Stunden rotviolett, nach 5 Stunden sogar dunkelblau, in Neutralrot wurden sie dunkelrot und waren ebenfalls ganz homogen. Neutralrot zeigt noch die Eigentümlichkeit, daß die Farbe aus Plasma und Kern nach dem Tode allmählich verschwindet. Die intravitale Kernfärbung mit Neutralrot und die Entfärbung der gestorbenen Zellen ist vor kurzem in unserer Station von Dr. Loman bei Pycnogoniden ebenfalls beobachtet worden.

Methylenblau 0,0005 % färbt in 15 Minuten die Nahrungsreste dunkelblau. Daraus geht hervor, daß der Farbstoff eingedrungen war. Kern und Plasma waren jedoch nach 3 Stunden noch ungefärbt.

Mit Thionin 0,005 % färbten sich ebenfalls die Nahrungsreste, Kern und Plasma dagegen nicht. In den Essigsäurepräparaten war der Kern hellblau, das Plasma ungefärbt.

Kongorot 0,005 % dagegen wurde von der Protoplasmawand gar nicht durchgelassen. Sogar nach 5 Stunden lebten die Tiere noch und erschienen bläulich durch Kontrast mit dem rötlichen Meereswasser.

Fassen wir die Resultate der Vitalfärbungen zusammen, dann ergibt sich, daß der lebende Kern vielleicht das Bismarckbraun, Toluidinblau und Neutralrot aufgenommen hat. Für unsere weiteren Betrachtungen ist aber von hohem Interesse, daß die Kerne der ohne Essigsäure gestorbenen Noctiluken, wenn sie sich gefärbt hatten (Methylviolett, Bismarckbraun, Toluidinblau, Neutralrot), dieselbe

homogene Beschaffenheit zeigten wie die lebenden Kerne.

Die direkte Beobachtung der Einwirkung von Essigsäure wurde von mir am ersten vorgenommen mit Methylgrünessigsäure und nachher mit 1 % Essigsäure. Die Nahrungsreste färben sich intensiv mit Methylgrün, die Kerne nur schwach. Oft sieht man dieselben deutlich, sie sterben durchaus nicht sogleich und zeigen die von Cienkowski beschriebenen, amöboiden Bewegungen. Einbuchtungen entstehen hier und da, dann verschwinden sie wieder, um andernorts wieder in die Erscheinung zu treten. Die Formveränderungen des Kerninhaltes kann man deutlich beobachten. Zuletzt hören die Bewegungen auf und der Kerninhalt zeigt die von Cienkowski beschriebene, unregelmäßige, amöboide Form (Fig. 17, ebenso 18).

Die Wirkung starker (2 %) Osmiumsäure ist von mir beobachtet worden bei dem in Fig. 7 abgebildeten, sporulierenden Exemplare. Es war genau kugelrund mit sechs Teilungsspindeln und vier Kernen, welche zu zweien lagen. Ich brachte einen Tropfen 2 %ige Osmiumsäure auf das Individuum und wollte mit einer schwachen, mikroskopischen Vergrößerung die Einwirkung beobachten. In 2 Sekunden war diese aber schon beendigt. Die *Noctiluca* war ganz verändert; an zwei Stellen war die zarte Körperwand eingedrückt und zwei Öffnungen waren zwischen den Teilungsspindeln entstanden. Diese hatten sich bedeutend zusammengezogen und waren dunkel und undurchsichtig geworden.

Die Wirkung von Osmiumdämpfen auf Noctiluken im hängenden Tropfen ist sehr merkwürdig. Öfters findet man die Angabe, daß diese Fixierung momentan sei. Ich habe sie mehrmals angewendet und die Resultate waren immer gleich. Die *Noctiluca* hatte die Zeit sich ganz zusammenzuziehen, oder in zwei Hälften einzuschnüren. Oft entstand ein großes Loch in der Leibeswand, ebenso wie bei Noctiluken, welche mechanisch gereizt werden.

Daß eine Öffnung in der Leibeswand entsteht, ist nur Schein, das Protoplasma hat sich seitwärts zurückgezogen und die feinste Außenwand da unbedeckt zurückgelassen. Öfters habe ich bei einer starken Vergrößerung genau auf solche Löcher eingestellt und konnte dann feststellen, daß sich da noch eine äußerst feine Membran befand, ebenso wie man diese beobachtet bei genauer Einstellung auf solche Diatomeenschalen, deren Struktur im Wasser nicht wahrgenommen wird.

Sporulierende Individuen ziehen in Osmiumdämpfen die Knospen

zu einem Klumpen zusammen, an welchem die weitere, helle Wand wie eine leere Blase mit einem engen Verbindungsstück befestigt bleibt.

Ein Exemplar mit zwei fast parallelen Teilungsspindeln zog in Osmiumdämpfen das ganze Wandprotoplasma bis um die Spindeln zusammen, eine Kontraktion, welche auch drei Figuren Doflein's (1900, Fig. 29—31) zeigen. Die Spindeln wurden kürzer und undurchsichtig. Dieses Exemplar habe ich in Schnitte von 5 μ zerlegt um die Struktur der Spindeln und der chromatinreichen Enden zu untersuchen. Sie waren aber ganz homogen und sogar nach der genauesten Differenzierung der Farbe wurde keine Struktur wahrgenommen, welche nach anderen Fixierungen deutlich sichtbar war (Fig. 9). Von sog. Überfixierung kann hier gewiß nicht die Rede sein, die Zeit der Fixierung war nur eine einzige Minute. Sehr merkwürdig ist es, daß ich diese Strukturlosigkeit ebenso fand in Kernschnitten von mit $^1/_2$ % Osmiumsäure in Meereswasser (nicht mit Flemming) fixierten Noctiluken.

Schreiten wir jetzt zur Beschreibung der wichtigsten, in den Fig. 10 bis zu 29 abgebildeten Kerntypen ohne die Fixiermittel zu berücksichtigen.

In Fig. 10 ist ein genau kreisrunder Kernschnitt abgebildet, welcher einen Durchmesser von 50 μ besitzt, deshalb einer der größten Kerne, welche bei *Noctiluca* gefunden werden.[1]) Er zeigt die von Calkins beschriebenen Chromatinkörner, welche deutlich in dem von Doflein erwähnten, achromatischen Gerüste liegen. Wichtig ist es, daß diese Körner keine scharfen Grenzen aufweisen; sie zeigen dagegen einen deutlichen allmählichen Übergang in das Achromatin. Und allerorts wo die Kerne Chromatinkörner zu enthalten scheinen, ist immer der allmähliche Übergang in das Achromatin sichtbar. Weiter findet man in diesem Kerne dunkel gefärbte, runde oder längliche Körper, welche übereinstimmen mit den von Doflein in seinen Fig. 1, 2 und 4 abgebildeten Nucleolen.[2]) Sie sind scharf umgrenzt und besitzen ein dunkel tingiertes Innere, welches unregelmäßig geformt ist und sich nach dem dunklen Umkreis in weniger dunkle Fäden fortsetzt, wie man deutlicher in Fig. 26 findet.

Ob das achromatische Gerüst eine filäre oder eine alveoläre

---

[1]) Lebende *Noctiluca*-Kerne haben gewöhnlich einen Durchmesser von 30 bis 50 μ.

[2]) Ob diese Körper, welche Plate und Doflein als Nucleolen beschrieben haben, direkt vergleichbar sind mit den Nucleolen höherer Pflanzen und Tiere, bleibt hier unentschieden. Im letzten Kapitel werde ich darauf zurückkommen.



Struktur besitzt, kann man gewöhnlich nicht leicht feststellen. Doch neige ich zu der Ansicht, daß die Tatsachen für einen alveolären Bau sprechen. Wenn man bei stärkster Vergrößerung die Einstellung vorsichtig ändert, ändern die achromatischen Fäden ihre Lage und deshalb sind es keine Fäden, denn Fäden (vgl. Fig. 17 und 19) werden bei nicht genauer Einstellung verschwommen und breit.

Fig. 29 zeigt einige Nucleolen und ein Stückchen des Gerüstes bei stärkerer Vergrößerung und feststehendem Tubus des Mikroskops, weshalb nur die in einer bestimmten Ebene gelegenen Fäden und Körner abgebildet worden sind.

Der Kern in Fig. 11 ist fast rund. Die Chromatinkörner gehen auch hier allmählich in das achromatische Gerüst über. Am Rande des Kernes ist das Gerüst dichter, in der Mitte etwas lockerer. Die Nucleolen sind nur bleich, sie zeigen aber denselben Bau wie in Fig. 10. Außerdem findet sich in diesem Schnitt ein sehr dunkeltingiertes Körnchen, welches genau rund ist.

Fig. 12 stimmt mit der vorigen Figur überein und zeigt dasselbe dunkle, runde Körnchen, auch die Nucleolen sind sichtbar, aber nicht überall gleich deutlich; eine Seite der Figur ist ein wenig dichter.

In Fig. 13 finden wir wieder dieselben Chromatinkörner. Die Nucleolen der vorigen Figuren sind hier durch große, dunkel tingierte Körper vertreten, wovon einige eine homogene Beschaffenheit zeigen und dadurch die Caryosomen Calkins in die Gedanken rufen. Einige haben den Anschein aus mehreren Stücken zusammengesetzt zu sein, etliche Stücke zeigen den Bau der obengenannten Nucleolen.

Die Fig. 14 gleicht der Fig. 13; allein es finden sich hier keine Caryosomen, sondern nur kleine, dunkel tingierte Körper, wovon oft einige zusammenliegen. Sie erinnern uns an jene von Calkins beschriebenen Stadien, wo die Caryosomen vor der Teilung in kleinere Körner auseinanderfallen. Einige zeigen wieder den Bau der Nucleolen.

Fig. 15 stimmt mit der Fig. 10 überein, die Nucleolengruppen sind aber von einem hellen Hof umgeben (Doflein 1900, S. 11 und Fig. 1).

In Fig. 26 sind zwei Nucleolen aus einem anderen Kerne bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Sie liegen nahe an der Kernwand und sind umgeben von einem breiten Hof. Einige achromatische Fäden verbinden die Nucleolen und die Kernwand mit dem

Kerngerüste. Diese Figur zeigt außerdem den von DOFLEIN erwähnten Übergang der Kernmembran in das Protoplasmagerüst (vgl. folgendes Kapitel, sub 6).

In Fig. 27 ist ebenfalls bei starker Vergrößerung eine von einem Hof umgebene Masse, ein Caryosom von CALKINS, abgebildet, welches deutlich zusammengesetzt erscheint. In einigen der Stücke kann man undeutlich den Bau der Nucleolen der Fig. 10 erkennen. In dieser Figur sind die dunklen Kerne der Nucleolen und die achromatischen Fäden der Reproduktion wegen zu dunkel gezeichnet.

In Fig. 16 füllt das Gerüst nicht den ganzen Kern aus, es liegt einseitig und ist durch achromatische Fäden mit der Kernwand verbunden. In den Nucleolengruppen ist der Bau der Nucleolen meistens noch eben sichtbar. An der linken Seite liegt eine dunkle Masse, ein Caryosom von CALKINS, von einem Hof umgeben. Bei starker Beleuchtung und Immersionsvergrößerung zeigt sich, daß auch diese Masse aus scharf begrenzten, rundlichen Nucleolen mit dem beschriebenen Bau zusammengesetzt ist.

Die Fig. 17 zeigt den von CIENKOWSKI beschriebenen Typus. Der Kerninhalt ist unregelmäßig gestaltet und vermittels achromatischer Fäden mit der Kernwand verbunden. Die meisten Nucleolen zeigen deutliche Struktur.

In Fig. 18 findet sich ebenfalls ein breiter, leerer Rand. In diesem Falle ist dieser Rand aber mit einem dichten achromatischen Gerüste gefüllt. Die Kernmembran ist gefaltet, die Nucleolen bilden dunkle Massen ohne Struktur.

In der Fig. 19 zeigt sich wieder ein leerer Raum zwischen dem Gerüste und der Membran, welche nur durch einige schwerlich sichtbare, oft abgebrochene Fäden verbunden werden. Die Begrenzung des Kerninhaltes ist auffallend scharf und regelmäßig gebogen. Die Nucleolen bilden wieder dunkle Massen ohne Struktur, sie liegen oft dicht an der gefalteten Kernmembran durch eine Lücke vom Kerninhalt getrennt.

In Fig. 20, welche ebenso wie die fünf folgenden Kerne bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet ist, liegt der Kerninhalt ganz einseitig und ist an jener Seite sehr viel dichter als in der Mitte. Einige achromatische Fäden durchsetzen den leeren Raum.

Fig. 23 stimmt mit DOFLEIN's Fig. 6 überein. Der Kern zeigt zwei Einbuchtungen, die Kernwand ist mit dem Kerninhalt eingebuchtet. Der letztere ist außerordentlich dicht, so daß erst in Schnitten von 5 μ die Körner ein wenig sichtbar sind. Im Kerne liegen verschiedene scharf begrenzte Lücken mit nur wenig achro-

matischer Substanz. Bisweilen kann man hier und da noch einige Nucleolen beobachten.

In Fig. 21 besitzt der Kerninhalt dieselbe dichte Beschaffenheit und zeigt ebenfalls große, helle Lücken. Darin liegen gesonderte, dunkle, unregelmäßige Körner, gewiß strukturlose Nucleolen. Die Kernmembran ist hier und da ausgebuchtet.

Fig. 22 zeigt wieder einen Raum um den Kerninhalt. Dieser Raum ist mit einem achromatischen Gerüst und dunklen gesonderten Nucleolen ausgefüllt. Die Kernmembran ist gefaltet. Im Innern liegen zwei dunkle Nucleolen von einem hellen Hof umgeben.

In Fig. 24 ist das Chromatin besonders am Rande dichter. Die Kernwand ist hier und da lose und gefaltet. Es gibt hier wieder Lücken im Kerne mit dunklen, gesonderten Nucleolen.

Fig. 25 zeigt Übereinstimmung mit Ishikawa's Kernbildern. Ein heller Raum findet sich zwischen der Kernwand und dem Chromatin, weiter findet man dunkle, längliche Körper, wie die angeschwollenen Chromosomen Ishikawa's (1894, Fig. 42).

Bei der Untersuchung vieler Schnitte zeigt sich, daß diese sog. Chromosomen aus den beschriebenen Nucleolen bestehen.

In Fig. 28 findet man die ringförmigen, oder in zweien oder vieren geteilten Mikrosomen Ishikawa's. Es sind deutlich wieder dieselben Nucleolen der vorigen Figuren. In dieser Figur liegen weiter zwei runde Körner, wie jene der Fig. 11 und 12, dicht aneinander.

Kapitel IV.

Der Bau des lebenden Ruhekernes.

Daß die Bilder in den Präparaten nicht nur Strukturen, welche dem lebenden Kerne angehören, aber sehr viele Artefakte aufweisen, erhellt sogleich daraus, daß die Bilder nach den verschiedenen Fixierungen so ganz verschieden sind.

An der Entstehung der Artefakte beteiligen sich meiner Meinung nach vier Ursachen:

1. Die Kerne können sich vor der Fixierung außergewöhnlichen Umständen zufolge in einem abweichenden oder pathologischen Zustande befinden.

2. Durch Fixiermittel, welche nur langsam töten, wird der Kerninhalt vielleicht gereizt und bekommt einen abnormen Bau, welchen man in den Präparaten fixiert findet.

3. Es ist möglich, daß durch schnelltötende Fixiermittel die lebenden Substanzen dennoch nicht in dem natürlichen Zustande fixiert werden, aber beim Sterben plötzliche Bewegungen ausführen, oder Veränderungen im Bau erleiden.

4. Postmortale Veränderungen sind möglich durch eine lange Einwirkung des Fixiermittels oder durch Kontraktionen bei unvorsichtigem Überbringen in andere Flüssigkeiten.

Die erste Möglichkeit habe ich dadurch beseitigt, daß ich immer nur ganz frisches Material fixierte, die vierte dadurch, daß ich die Zeit der Fixierung sehr verschieden wählte und das Überbringen des Materials in die verschiedenen Flüssigkeiten immer möglichst vorsichtig vorgenommen habe.

Die Artefakte in den Kernbildern muß man deshalb dem Einfluß der Fixiermittel zuschreiben. Und es sind in erster Linie diese Artefakte, denen die verschiedenen Streitpunkte ihre Entstehung verdanken. In Hinsicht auf den Bau des Ruhekernes gibt es deren nicht weniger als sechs.

1. Bestehen im lebenden Kerne die von Calkins beschriebenen Chromatinkörner, welche sich nach Doflein auf einem achromatischen Gerüste, dem er einen alveolären Bau zuschreibt, befinden?

2. Sind die amöboiden Bewegungen des Kerninhaltes normal, oder repräsentieren sie nur einen pathologischen Zustand?

3. Ist der helle Hof um die im Kerne sich befindenden Körper ein Artefakt oder gehört er zu den Strukturen des lebenden Kernes?

4. Muß man die größeren Körper im Kerne mit Ishikawa als aus Chromomeren bestehende Chromosomen der Prophase, mit Calkins als Caryosomen oder Basichromatin-Reservoire, oder mit Doflein als Nucleolen bezeichnen?

5. Besteht im Ruhekerne von *Noctiluca* das von Calkins beschriebene Centrosom, dessen Vorhandensein von Doflein verneint wurde?

6. Ist es wahr, daß die Kernwand, wie Doflein meint, eine Verdichtung des Protoplasmas ist?

Um aus den vielen verschiedenen Kernbildern den Bau des lebenden Ruhekernes zu ermitteln, werden wir diese Streitfragen gesondert untersuchen.

1. Die Chromatinkörner und das achromatische Gerüst. Wenn nach allen Fixierungen die Körner und das Gerüst in den Präparaten gefunden werden, so dürfen wir für gesichert

halten, daß diese Bildungen auch Strukturen des lebenden Kernes sind. Nach den meisten meiner Fixierungen sind die Körner und das Gerüst ganz deutlich, so deutlich, daß es beinahe unbegreiflich ist, wie Calkins das Gerüst übersehen konnte.

Im vorigen Kapitel habe ich schon die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß die dunklen Punkte eigentlich keine Körner sind. Gerade in den schärfsten Bildern zeigen die Körner gar keine scharfen Grenzen, sie sind unregelmäßig und weisen einen deutlichen und allmählichen Übergang in das Achromatin auf, welches sehr wahrscheinlich einen alveolären Bau besitzt. In weniger scharfen Bildern sieht man dasselbe. Auch hier haben die Körner keine scharfen Grenzen und ist der Übergang in das Achromatin ganz allmählich.

Nach einigen Fixierungen sind keine Chromatinkörner sichtbar, nämlich nach schwacher oder stark verdünnter Flemming'scher Lösung, nach Jod, Kupfersulfat, Formalin und besonders nach Osmiumsäure. Im letzten Falle erscheinen die Kernschnitte ganz homogen.

Nach Fixierung mit Alkohol sind an derjenigen Seite des Kernes, welche von der Oberfläche der *Noctiluca* abgekehrt ist, die Körner undeutlich.

Außer bei den mit Osmiumsäure (nicht mit Osmiumgemischen) fixierten Kernen, können auch in den oben genannten Fällen in sehr dünnen Schnitten die Körner beobachtet werden.

Um das Vorhandensein der Chromatinkörner oder des Gerüstes verneinen zu können, sollte man deshalb glauben müssen, daß Osmiumsäure die lebenden Strukturen genau fixierte.

In diesem Falle bei *Noctiluca* ist diese Annahme jedenfalls unzulässig. Erstens lehrte uns die direkte Beobachtung, daß sich die Noctiluken verändern und die Teilungsspindeln kürzer und undurchsichtig werden.

Zweitens zeigen mit Osmiumsäure fixierte Ruhekerne immer starke Einbuchtungen, welche bisweilen so tief und spitz eindringen, daß die Schnitte sternförmig erscheinen. Diese Randeinbuchtungen sind sicher Artefakte, denn an lebenden Kernen sind sie niemals vorhanden.

Drittens sind die Kerne, welche die Chromatinkörner und das Kerngerüst nicht oder nur undeutlich zeigen, immer mehr oder weniger zusammengezogen, was hervorgeht 1. aus ihrem durchschnittlich kleineren Durchmesser, 2. aus den Falten, welche sich

in der Kernmembran vorfinden, 3. aus dem offenen Raume, welcher diese Kerne vom herumliegenden Protoplasma trennt.

Wir sind deshalb berechtigt, den Fixierungen mit Osmiumsäure keinen großen Wert beizumessen und das Folgende als gesichert festzustellen: Der *Noctiluca*-Kern enthält ein achromatisches Gerüst, welches wahrscheinlich einen alveolären Bau besitzt. Die dunklen chromatischen Teile sind keine scharf umgrenzten Körner, sie verlieren sich ganz allmählich in das Achromatin.

Ob diese Körner oxychromatischer Natur sind, ist eine Frage, welche sub 4 erörtert wird.

2. Die amöboiden Bewegungen des Kerninhaltes. Daß die von Cienkowski beschriebenen amöboiden Bewegungen durch die Wirkung der von ihm angewandten Methylgrün-Essigsäure veranlaßt wurden, brauchen wir nicht mehr zu bezweifeln.

Im vorigen Kapitel beobachteten wir, daß beim Vorhandensein von $^1/_4$—$^3/_4$ % Essigsäure (mit oder ohne Methylgrün) dieselben Bewegungserscheinungen auftreten und bei den Vitalfärbungen ergab es sich, daß die Kerne, welche ohne Vorhandensein von Essigsäure gestorben waren, noch eine homogene Beschaffenheit, während diejenigen, welche mit Essigsäure getötet waren, den Typus der Fig. 17 zeigten.

Ein Kern, welcher unter natürlichen Umständen einen zusammengezogenen Inhalt besitzt, könnte noch äußerlich eine homogene Beschaffenheit vortäuschen, wenn die Kernflüssigkeit denselben Brechungsindex besitzt wie das Chromatin. Eine solche starkbrechende Flüssigkeit findet sich aber im *Noctiluca*-Kerne gewiß nicht, denn wir müßten dann glauben, daß diese Flüssigkeit aus den mit Essigsäure gereizten, noch lebenden Kernen durch Diffusion verschwunden wäre, während sie in den Kernen der bei Vitalfärbungen gestorbenen Exemplare enthalten bliebe.

Deshalb dürfen wir als Tatsache feststellen, daß das Kerngerüst während des normalen Lebens den ganzen Kern gleichmäßig ausfüllt. Bei Einwirkung schwacher Essigsäure oder verdünnter Chromsäure, wie durch die Gemische von Merkel-Whitman, Guignard ohne Essigsäure und bisweilen durch Formol-Chromsäure, zieht sich das Gerüst amöboid zusammen.

Bei der Fixierung nach Müller zeigen alle, nach Zenker einige Kerne Bilder wie in Fig. 18, welche nach keiner anderen von mir angewandten Fixierung auftreten. Diese Bilder entstehen deshalb

durch das Kaliumbichromat, das Natriumsulfat oder durch diese beiden Salze. Diese Kerne haben den Anschein, als hätten die Chromatinkörner sich von der Kernwand zurückgezogen und sich in der Mitte angehäuft, während das achromatische Gerüst unverändert geblieben wäre. Daß diese Erklärung aber nicht zutrifft, wird sub 4 ausgeführt.

Nach Fixierung mit Alkohol finden wir ebenfalls einen großen aber einseitigen leeren Raum in den Kernen. In bezug auf den Befund Tellyesniczky's (Lee und Mayer S. 55), daß in den Testes von *Salamandra* das Chromatin sich vor dem Alkohol zurückzieht, ist es wichtig festzustellen, daß diese Kontraktionshöhlung der Alkohol-Fixierung im *Noctiluca*-Kerne immer an der der Körperwand zugewendeten Seite des Kernes liegt, während das Kerngerüst an der gegenübergestellten Kernwand dicht zusammengedrängt ist. Daß auch dieser Raum während der Fixierung durch Kontraktion des Gerüstes wie bei Essig- und Chromsäure entstanden ist, ergibt sich daraus, daß dieser einseitige Raum nur nach dem Gebrauch Alkohol enthaltender Fixiermittel gefunden wird.

Wenn deshalb das Kerngerüst nicht den ganzen Kernraum ausfüllt, oder einerseits dichter erscheint, ist diese Anordnung immer ein Artefakt der Fixierung.

3. Der helle Hof um die Nucleolen. Wenn wir den hellen Hof um die Nucleolen der Figuren 15, 16 und 26 vergleichen mit der Chromatinanordnung der Figuren 17, 19 und 20, so liegt der Gedanke nahe, daß auch diese kleineren Räume dadurch entstehen, daß das Kerngerüst sich ebenfalls von den Nucleolen zurückzieht. In dem Falle der Fig. 17 haben wir diese Zusammenziehung tatsächlich beobachtet, und wenn in solchen Schnitten Nucleolen in der Mitte liegen, sind auch diese von einem hellen Hof umgeben. In Fig. 16 findet man außerdem Übergänge vom links gelegenen hellen Hof zu den leeren Rändern der Fig. 17. Die Nucleolen (Karyosomen, Chromosomen) liegen im lebenden Kerne nicht in einem hellen Hof. Wo man andere Höhlungen als die Alveolen des Kerngerüstes findet, sind es Artefakte der Fixierungen.

4. Chromosomen, Karyosomen, Nucleolen. Daß die Namen Chromosomen, Karyosomen und Nucleolen sich auf dieselben Körper beziehen, erhellt hinreichend aus der gegebenen Beschreibung der Kernschnitte. Die Chromosomen Ishikawa's und die Karyosomen Calkins' sind aber größer als die Nucleolen Doflein's. All diese verschiedenen Körper habe ich in meinen Präparaten beobachtet

und durch das Studium sehr vieler Kernschnitte habe ich feststellen können, daß die sogenannten Chromosomen und Karyosomen nur Gruppen von Nucleolen sind.

Diese in meinen Präparaten sich findenden Körper kann ich in vier Gruppen ordnen.

1. In Schnitten, wie die in den Figuren 10, 26 und 29 abgebildeten, finden sich runde oder längliche Körper, welche einen Durchmesser von zwei bis drei μ besitzen. Sie sind scharf begrenzt und weisen ein dunkleres Innere auf, welches unregelmäßig geformt ist und sich in mehr achromatische Ausläufer bis zum Umkreis des Nucleolus verlängert.

Diese Struktur zeigen die Schnitte nach Färbung mit Karmalaun und nach mäßig differenzierter Eisen-Hämatoxylinfärbung. Wird die Heidenhain'sche Färbung weiter differenziert, dann bleiben zuletzt nur einige Punkte der äußeren Ränder der Nucleolen schwarz gefärbt (Fig. 28) und in einer Gruppe dieser Körper sind dann die Grenzen weniger oder gar nicht deutlich.

Diese Nucleolenstruktur fand ich oft nach Sublimatfixierung, sehr deutlich nach Sublimat und Essigsäure in Alkohol 33 oder 50 %, weiter nach starker Flemming'scher Lösung, besonders deutlich nach Fixierungen mit Kaliumbichromat und Essigsäure, Alkohol-Eisessig, Pikrinessigsäure und den Gemischen von Guignard (mit Essigsäure) und Juel, und bisweilen nach Fixierung mit schwacher Essigsäure.

2. Bisweilen zeigen die Nucleolen gar keine Struktur, sie sind dann dunkel und homogen, wie in Fig. 13 und 14. Liegen sie in Gruppen dicht zusammen (Fig. 13), dann sind es dunkle Chromatinklumpen, die Karyosomen Calkins'. Oft kann man dann die Zusammensetzung aus mehreren Brocken beobachten und bisweilen auch eine Anzeige der sub 1 beschriebenen Nucleolenstruktur. Liegen sie gesondert, wie in Fig. 14, dann erscheinen sie als die in der Prophase auseinanderfallenden Karyosomen. Auch dann kann man hier und da eine Anzeige der Nucleolenstruktur beobachten.

Bisweilen findet man die Nucleolen besonders an der Kernwand in Reihen. Sind sie dann dunkel und homogen, dann erscheinen sie als die Prophase-Chromosomen Ishikawa's (Fig. 25). Liegen in einer solchen Reihe hier und da zwei nebeneinander, dann sind die Chromosomen angeschwollen (Ishikawa 1894, Fig. 42). Bilden sie genau eine Reihe, so kann man sie für Chromomeren halten. Zeigen sie einen Bau, wie in unserer Fig. 28, dann ist es begreiflich, daß

Ishikawa einen ringförmigen Bau seiner Mikrosomen oder Chromomeren und deren Teilung in zwei oder vier Teile befürwortete.

Diese homogenen Nucleolen der Fig. 13 und 14 findet man besonders nach Fixierungen mit Sublimat, Formol-Sublimat und Sublimat-Alkohol; dunkle Klumpen, wie in Fig. 19, besonders nach dem Gebrauch heißer Fixiermittel, dunkle, gesonderte Nucleolen, wie in Fig. 21, 22 und 24 nach Formol und Jod.

3. Es gibt auch Kerne, deren Nucleolen die Struktur zeigen, sich aber nur bleich färben (Fig. 11), solche Kerne findet man besonders nach schwachen Sublimatlösungen und Formol-Sublimat mit vielem Meereswasser.

Nach starker Flemming'scher Lösung, dem Gemische von Hermann und Chromessigsäure, wenn man diese Lösungen mäßig mit Meereswasser verdünnt, findet man oft große augenscheinlich angeschwollene Nucleolen, große dunkle Kreise, welche nur wenige Substanz enthalten. Hier und da findet man solche Kreise, welche noch eine Andeutung zeigen, daß sie aus mehreren Nucleolen bestehen, deren Grenzen gegeneinander verschwommen sind.

4. Zuletzt findet man Kerne, mit meist scharf umschriebenen Höhlungen, in welchen sich nur wenig Substanz befindet. Bisweilen findet sich noch die Andeutung einiger bleichen Nucleolen, oft zeigt sich der ganze Inhalt dieser Höhlungen als aufgelockert und verschwommen. Meistens zeigt der Kern auch mehr oder weniger tiefe Einbuchtungen und ist bisweilen ganz unregelmäßig (Fig. 23, Doflein 1900, Fig. 6). Dieser Typus findet sich nach schwacher Flemming'scher Lösung, starker Flemming ohne oder mit wenig Essigsäure, sehr verdünnter starker Flemming und bisweilen nach sehr verdünnter wässeriger Sublimatlösung. Fixierung mit Osmiumsäure gibt stark eingebuchtete, zusammengezogene, homogene Kernschnitte ohne sichtbare Nucleolen.

Nach dieser Ausführung der in meinen Präparaten beobachteten Bilder können wir jetzt den Wert der Chromosomen und Karyosomen beurteilen. In meinen Präparaten fand ich, wie gesagt, die von Ishikawa erwähnten Prophase-Chromosomen, ihre Zusammensetzung aus Chromomeren (Mikrosomes) und den ringförmigen Bau, welcher die Teilung der Chromomeren einleiten sollte. Ebenso fand ich die ungeteilten und auseinandergefallenen Karyosomen Calkins'. Da aber in vielen Präparaten beobachtet wurde, daß diese sogenannten Prophase-Chromosomen und diese Karyosomen in Wirklichkeit nur aus den von Doflein als Nucleolen beschriebenen rundlichen Körpern bestehen, folgere ich daraus, daß die aus Chromomeren be-

stehenden Chromosomen der Prophase und die während der Prophase auseinanderfallenden Karyosomen im Kerne von *Noctiluca* nicht bestehen; es sind nur Gruppen der Körper, welche von Plate und Doflein als Nucleolen beschrieben wurden.

Schreiten wir jetzt zur Frage, welchen Bau die Nucleolen im lebenden Kerne besitzen.

Durch direkte Beobachtung kann diese Frage nicht beantwortet werden, da die Nucleolen sich im lebenden Kerne ganz und gar der Beobachtung entziehen.

Nicht unmöglich wäre es, daß die vier oben beschriebenen Typen der Nucleolen sich alle im lebenden Ruhekerne vorfänden und daß die verschiedenen Strukturen durch eine Vorbereitung zur Teilung oder durch vegetative Veränderungen bedingt wären, wie Doflein (1900, S. 11) es vermutete.

Daß wir auf solche „vegetativen Veränderungen, die offenbar von den Ernährungszuständen der Tiere abhängen", Rücksicht nehmen müssen, braucht man nicht zu bezweifeln. Von Hartmann sind sie beobachtet worden bei *Entamoeba tetragena* und *Amoeba lacertae*, von Siedlecki bei der Coccidie *Caryotropha Mesnili*, von Margarete Zülzer am Zentralkorn der Heliozoe *Wagnerella*. Dessenungeachtet glaube ich diese Meinung Doflein's zurückweisen zu müssen, besonders in Anbetracht der oben sub 3 und 4 beschriebenen Nucleolentypen. Wären diese Zustände wirklich Strukturen der lebenden Kerne, dann müßten sie gewiß nach allen guten Fixierungen auftreten. Wir sehen aber, daß der sub 4 beschriebene Zustand nur gefunden wird nach dem Gebrauch schwacher Flemming, starker Flemming ohne oder mit wenig Essigsäure und mit vielem Meereswasser verdünnter starker Flemming oder nach Anwendung von verdünntem Sublimat. Nach diesen Fixierungen sind sie recht allgemein und nach der Fixierung mit anderen Flüssigkeiten werden sie gar nicht gefunden. Hieraus ergibt sich, daß diese Nucleolenbilder keine Strukturen der lebenden Kerne sind. Die Fig. 6 Doflein's mit nur einer seichten Einbuchtung könnte man noch einem natürlichen Kerne zuschreiben, meine Fig. 23 und andere noch stärker eingeschnittenen Bilder sind ganz gewiß keine Zustände lebender Kerne.

Auch die bleichen, geschwollenen und locker strukturierten Nucleolen des dritten Typus findet man nur nach mäßig verdünnter starker Flemming und einigen anderen Fixiermitteln. Mehrmals habe ich denselben Fang in verschiedene Portionen verteilt und mit ver-

schiedenen Mitteln fixiert. Während ich diesen dritten Typus z. B. nach Flemming'scher oder Hermann'scher Lösung in sehr vielen Schnitten begegnete (bisweilen 60 bis 70 Proz. der Kernbilder), fehlte es nach anderen übrigens guten Fixiermitteln bei Noctiluken aus demselben Fang.

Die Auflockerung der Nucleolen und das Verschwinden ihrer Begrenzung scheinen mir ein Zustand anfangender Degeneration, welche durch gewisse Fixiermittel veranlaßt wird. In den durch schwache Flemming'sche Lösung erhaltenen Bildern ist diese Degeneration weiter fortgeschritten. In den Höhlungen befinden sich nur bleiche Fäden und Körner, die Reste der destruierten Nucleolen. Wie dies auch sei, jedenfalls sind die Auflockerung der Nucleolen und das Auseinanderfallen dieser Körper keine Erscheinungen, welche durch die Vorbereitung zur Teilung veranlaßt, oder durch vegetative Veränderungen bedingt werden; es sind Artefakte bestimmter Fixierungen.

Die Nucleolenstruktur des ersten Typus (Fig. 10—12, 15—17, 26 und 29 und Doflein 1900, Fig. 1, 2 und 4) scheint mir den natürlichen Zustand in den lebenden Ruhekernen zu sein. Wenn wir annahmen, daß diese Struktur ein Artefakt wäre, sollte in Bildern wie der Fig. 10 das Gerüst unverändert und ohne Kontraktion fixiert worden sein, während allein die Nucleolen ihren Bau geändert hätten. Unmöglich ist dies nicht, aber gewiß nicht wahrscheinlich.

Daß den dunklen homogenen Nucleolen des zweiten Typus in den Figuren 18 bis 25 kein großer Wert beigemessen werden kann, leuchtet sofort ein. Solche Nucleolen finden sich aber ebenfalls nach Fixierungen, welche in anderen Hinsichten gute Resultaten gewähren (Fig 13 und 14). Deshalb wäre es gefährlich zu behaupten, daß solche Nucleolen im lebenden Kerne sich nicht vorfinden könnten. Doch neige ich zu der Ansicht, daß nur die sub 1 beschriebene Nucleolenstruktur den typischen Bau vorstellt. Wahrscheinlich besitzen die Nucleolen im lebenden Ruhekerne von *Noctiluca* immer den in Fig. 10, 26 und 29 abgebildeten Bau. Daß daneben auch dichte, homogene Nucleolen vorkommen können, scheint mir nicht ganz unmöglich.

Nach diesen morphologischen Ausführungen wenden wir uns zur Meinung Calkins, daß die Nucleolen (seine Karyosomen) von den Chromatinkörnern chemisch verschieden sind. Ist es berechtigt Oxy- und Basichromatin zu unterscheiden? Diese Frage führt uns dahin

den Unterschied zwischen Chromatin und Achromatin (Linin) näher zu betrachten.

Die einzige Färbung, auf welche CALKINS seine Meinung stützt, ist die EHRLICH-BIONDI'sche Färbung. Seine Karyosomen (Nucleolen) färbten sich grün, die Chromatinkörner rosa. Sogar in der Prophase wurden die Körner, welche seine Chromosomen bildeten, grün gefärbt, weshalb er seine Chromosomen aus seinen Karyosomen entstehen läßt.

DOFLEIN konnte dieses Resultat nicht bestätigen. Er sagte (1900, S. 9): „so habe ich die beiden Chromatine nicht chemisch unterscheiden können, ich habe bei Färbungsversuchen ebenso oft die umgekehrten Färbungen als die angeblich geforderten erzielt, und da mir dies bei vielen anderen Objekten ebenso ging, so schließe ich mich ganz und gar der FISCHER'schen Kritik dieser Methoden an."

Und mir ging es ebenso. Ich habe diese hier so äußerst wichtige Färbung am genauesten ausgeführt, nach Sublimat und anderen Fixiermitteln mit und ohne Vorbehandlung mit Jod und mit Natriumthiosulfat, mit und ohne Differenzierung in Alkohol, mit einer Färbungsdauer von 5 Minuten bis zu 24 Stunden, mit verdünnten und konzentrierten Lösungen. Fünf verschiedene Farbstoffgemenge habe ich angewandt, wovon drei von Grübler, eines von Marius und eine Marke „Soloid"; es gelang mir anfänglich niemals, das von CALKINS erwähnte Resultat zu erhalten.

Erst als ich die in neutraler konzentrierter Lösung grünlich gefärbten Kerne in $^1/_{20}$ Proz. Essigsäure vorsichtig differenzierte und dann sehr schnell via Alkohol in Toluol und dann in Canadabalsam überführte, erhielt ich beide Farben in einem Kerne. In einigen Schnitten waren die Nucleolen grünlich, die Körner rosa, aber in einigen anderen Kernen erhielt ich rosa gefärbte Nucleolen und hier und da einen grünen Schein über die Chromatinkörner.

Welchen Wert muß man nun dieser Färbung beimessen? Nach meiner Ansicht ist sie ganz und gar wertlos, 1. weil ich ebenso wie DOFLEIN oft das umgekehrte Resultat erhielt, 2. weil die Nucleolen offenbar ihre grüne Farbe nicht einer anderen chemischen Beschaffenheit aber ihrer dichteren Struktur verdanken. Die Nucleolen halten die grüne Farbe nicht zurück, aber diese zieht aus den dichteren Nucleolen weniger schnell aus.

Bei Differenzierung des Eisenhämatoxylins von HEIDENHAIN geschieht dasselbe. Die schwarze Farbe zieht aus den Nucleolen langsamer aus und dadurch, daß man die Differenzierung am richtigen

Augenblick abbricht, erhält man dunkle Nucleolen und bleichere Chromatinkörner, ohne daß diese eine andere chemische Beschaffenheit besitzen.

Die Berlinerblau-Methode, welche Doflein erwähnt, konnte mich aber ebensowenig davon überzeugen, daß die Nucleolen eine andere chemische Beschaffenheit besitzen sollten. Doflein sagte nur (1900, S. 10): „Wendet man nach vorausgegangener Boraxkarminfärbung die zweite List'sche Berlinerblau-Methode an, so erhält man scharfe Kontrastbilder an den Nucleolen.“ Die Grundsubstanz der Nucleolen ist dann blau, das Chromatin in dem Kerne und den Nucleolen ist rot. Seine Fig. 1 und 2 sind aber offenbar schematisiert.

List untersuchte die Paranucleolen in *Mytilus-* und *Echinus-*Eiern. Die Paranucleolen färbten sich intensiv blau, aber hier ist es wichtig zu betonen, daß List mehrmals sagte, daß auch das Protoplasma sich ein wenig blau färbte. Im Gegensatz mit Doflein färbte er mit Karmin nach. Bei der Karminfärbung wurde das zarte Blau der anderen Strukturen durch das Rot verdeckt. Will man deshalb zuverlässige Resultate erhalten, dann muß man hier keine Doppelfärbung, sondern die Berlinerblaumethode allein anwenden.

Ich habe nicht nur die zweite List'sche Methode, sondern alle vier Methoden mehrmals nach verschiedenen Fixierungen und außerdem noch ein schwächeres Bad mit zwei Tropfen $FeCl_3$ und fünf Tropfen HCl angewandt. Bei der ersten Methode war in meinen Präparaten gar nichts, das seiner Affinität für die Säure zufolge die blaue Farbe annahm. Bei den anderen Methoden erhielt ich immer im Kerne und Plasma eine gleichmäßige zarte, blaue Farbe, welche auch List erwähnt. Dunkelblau, wie List's Paranucleolen färbten sich weder die Nucleolen noch andere Strukturen in den Präparaten.

Ich bezweifle natürlich nicht, daß Doflein die Kontrastfarbe in seinen Präparaten gesehen hat, aber gestützt durch meine eigenen Erfahrungen meine ich, die Erklärung sei eine ganz andere. Ich glaube nämlich, daß die blaue Farbe nur zum Teil durch das Karmin verdeckt wurde. Nach den von Doflein benutzten Osmiumgemischen färben die Nucleolen sich mit dem Karmin nur wenig, und dadurch wurden die zum größten Teil ungefärbten Nucleolen zart blau.

Die Nucleolen und die Chromatinkörner nahmen durch einfache Färbungen, wie Mayer's Karmalaun und andere gute Chromatinfarb-

stoffe dieselbe Farbe an, und die beiden Eisenreaktionen MACALLUM's färbten niemals die Nucleolen oder die Körner.

Mit vielen Doppelfärbungen habe ich mich bemüht, um, wenn es möglich wäre, die Nucleolen eine andere Farbe annehmen zu lassen als die Chromatinkörner.

MONTGOMERY (1899, S. 497) belehrt uns über fünf Doppelfärbungen, welche Nucleolen und Chromatin verschieden färben, außerdem habe ich noch die Färbungen mit Cyanin und Erythrosin, Jodgrün und Säurefuchsin, Eosin und Methylenblau mehrmals angewendet, und die FLEMMING'sche Dreifärbung auf zwei Weisen nach STRASBURGER und nach WINIWARTER (LEE und MAYER, S. 195).

Da ich bei anderen auf dieselbe Weise fixierten Objekten (Wurzelspitzen) Nucleolus und Chromatin der Ruhekerne leicht zwei verschiedene Farben annehmen ließ, z. B. vermittels Jodgrün und Säurefuchsin, EHRLICH's Hämatoxylin und Eosin, Cyanin und Erythrosin und auch mit EHRLICH-BIONDI, mußte es mir auch gewiß bei *Noctiluca* gelungen sein, wenn die sog. Nucleolen und die Chromatinkörner aus chemisch verschiedenen Substanzen bestanden.

Die acht Doppelfärbungen, mehrmals nach verschiedenen Fixiermitteln angewendet, brachten mir nicht einmal das beabsichtigte Resultat.

Deshalb meine ich feststellen zu können, daß in den *Noctiluca*-Kernen die sog. Nucleolen chemisch nicht verschieden sind von den Chromatinkörnern. Sie besitzen höchstens eine dichtere Struktur.

Bei diesen Betrachtungen schließt sich die Frage an, ob die Chromatinkörner und das achromatische alveoläre Kerngerüst verschiedener chemischer Natur sind.

Wir sahen schon, daß die Chromatinkörner niemals rund sind aber allmählich in die achromatischen Wände der Alveolen übergehen. Ebenso sind in den Nucleolen die chromatischen Grenzen gar nicht scharf.

Sehr wichtig ist es, daß beim Differenzieren eines überfärbten Kernschnittes die Chromatinmenge sich verringert. Die Chromatinkörner verbleichen nicht gleichmäßig, sie werden kleiner, die immer unscharfen Grenzen zwischen Chromatin und Achromatin weichen zurück, in den Nucleolen bleiben zuletzt an ihrem Umkreise nur einige dunkle Punkte.

Diese Beobachtungen stimmen nicht mit der Annahme zweier chemisch verschiedenen Substanzen. Eine andere Erklärung liegt näher. Es sind nämlich die dichtesten Teile, aus welchen der Farb-

stoff zuletzt auszieht, die Chromatinkörner sind nur die dichtesten Teile, die Knotenpunkte des Gerüstes.

Grégoire ist ebenfalls dieser Meinung und schreibt (1907, S. 312): „Les granulations apparentes que l'on voit sur le réseau ne sont que les renflements nodaux de la structure réticulée.“ Auch Strasburger wendete sich immer mehr zu dieser Ansicht (Tischler 1916). Am weitesten ging Lundegårdh (1913), als er für die zwei nur scheinbar verschiedenen Kernstoffe, das Chromatin und das Linin, den gemeinschaftlichen Namen von „Karyotin“ vorschlug.

Ein Kernbild, wie unsere Fig. 18, stützt ebenso die letztere Annahme. Man könnte sich vorstellen, daß die Chromatinkörner die Alveolenwände entlang, zur Kernmitte gewandert wären. Das Bild erklärt sich aber besser, wenn wir annehmen, daß die Wände der Alveolen am Umkreis des Kernes sich verdünnt haben, ihre Substanz wanderte zum Teil zur Kernmitte und verdichtete da die Wände und Knotenpunkte.

Unabhängig von Grégoire und anderen führten die Beobachtungen am *Noctiluca*-Kerne uns deshalb zu der Annahme, daß Chromatin und Linin chemisch nicht verschieden sind: die vermeintlichen Chromatinkörner sind nur die dichteren Knotenpunkte des alveolären Kerngerüstes. Die sog. Nucleolen von *Noctiluca* bestehen aus derselben Substanz.

5. Centrosom. Calkins bildet in verschiedenen Kernschnitten einen runden Körper ab. Dieser Körper ist dunkler als die Karyosomen und er meinte, daß es ein Centrosom sein konnte. Doflein verneinte das Vorkommen eines Centrosoms und erklärte, daß bisweilen ein Nucleolus sich dunkel färbe.

In meinen Präparaten habe ich denselben dunklen Körper ganz allgemein gefunden. Am deutlichsten findet es sich in Kernen, welche gefärbt sind mit Eisenhämatoxylin, mit oder ohne Vorbehandlung mit Bordeauxrot. Wenn der Farbstoff ausgezogen ist, fällt der schwarze runde Körper sogleich auf (Fig. 11, 12 und 28). Mit anderen Farbstoffen, z. B. Karmalaun, habe ich es ebenso gefunden, es unterscheidet sich auch dann deutlich durch die genau kreisrunde Form und den dichten Bau von den Nucleolen.

Ich habe es nach allen Fixierungen gefunden, bei welchen die Kerne sich nicht stark zusammenziehen, z. B. sehr deutlich nach verschiedenen Sublimatlösungen, 1 % Essigsäure, Pikrinessigsäure, Alkoholeisessig und den Gemischen von Tellyesniczky und Guignard, weniger deutlich nach den Gemischen von Flemming und Hermann.

Es kann darum kein Artefakt sein und findet sich deshalb auch im lebenden Kerne.

Eine große Anzahl Kerne habe ich in all ihren Schnitten untersucht und gefunden, daß in jedem Kerne sich immer nur ein einziger dieser Körper vorfindet.

Im Kerne einer tentakellosen *Noctiluca* habe ich einmal die Teilung dieses Körpers in zwei gleiche, runde Körper beobachtet. Diesen Kern habe ich in Fig. 28 abgebildet.

Daß dieser Körper kein dunkler Nucleolus ist, ergibt sich aus folgenden Gründen:

1. Er unterscheidet sich durch die genau runde Form und den dichteren Bau von den Nucleolen, besonders wenn diese sich nur wenig färben (Fig. 11).
2. Besonders bei der HEIDENHAIN'schen Färbung nach gewissen Fixierungen ist es noch ganz schwarz, wenn die Nucleolen schon verbleicht sind (Fig. 12).
3. Immer findet man nur einen einzigen in jedem Kerne.
4. Er teilt sich wie die Centrosomen anderer Objekte vor der Kernteilung in zwei gleiche runde Körper.

Wegen der Form, der Färbung und besonders wegen der beobachteten Teilung bin ich der Ansicht, daß dieser Körper gewiß ein Centrosom ist.

Meine Beobachtungen ergänzen jene CALKINS'. In seinen Fig. 32 bis 39 bildet er nämlich zwei kleine Körner ab, welche aus dem Kerne in die Sphäre hinaustreten und während der Teilung die Centren der Sphären bilden.

Ein Centrosom, daß sich anfänglich in dem Kerne befindet und später hinaustritt, konnte früher befremden, jetzt nicht mehr. R. HERTWIG beobachtete (1898) bei der ersten Teilung der Reduktion der Heliozoe *Actinosphaerium eichhorni* die Entstehung des Centrosoms aus dem Kerne.

Bei den gewöhnlichen Teilungen der Heliozoen teilt sich das sog. Zentralkorn und steht dann der Kernteilung als Centrosom zu Diensten. SCHAUDINN aber beobachtete, daß bei der Knospung das Zentralkorn sich gar nicht teilt. Die Knospe erhält deshalb nur einen Kern und aus diesem Kerne entstand ein neues Zentralkorn. KEYSSELITZ hat in den hinterlassenen Präparaten SCHAUDINN'S wirklich das Stadium aufgefunden, wo bei der Heliozoe *Acanthocystis* das Centrosom durch heteropole Teilung aus dem im Kerne gelegenen Karyosom (vgl. letztes Kapitel) entsteht.

Auch Margarete Zülzer fand dasselbe bei der Heliozoe *Wagnerella.* Bei der Knospung lag auch hier das Zentralkorn unverändert, während das neue Zentralkorn der Knospe aus dem Kerne neu gebildet wurde.

Bei *Myxobolus pfeifferi* fand Keysselitz die Entstehung des Centrosoms aus dem Karyosom. Hartmann sah dasselbe bei verschiedenen Flagellaten und dem Zygomycet *Phycomyces nitens.*

Ebenso liegt nach Schaudinn bei der Foraminifer *Centropyxis aculeata,* das Centrosom im Kerne, später stellen die Hälften sich an die Pole der Teilungsspindel.

Durch diese späteren Untersuchungen verschwindet die theoretische Schwierigkeit gegen das von Calkins bei *Noctiluca* beschriebene Centrosom.

Es könnte weiter befremden, daß im Ruhekerne das Centrosom eine ungewöhnliche Größe besitzt, nämlich $1^1/_2$ bis 3 μ, während die aus dem Kerne hinaustretenden Körner viel kleiner sind. Vielleicht ist es möglich, daß auch hier durch cyklische Veränderungen die Größe sich ändere, wie das auch am Zentralkorn von *Wagnerella* stattfindet.

Im Anschluß an die Untersuchungen anderer Protisten und besonders wegen der aufgefundenen Teilung brauchen wir nicht zu bezweifeln, das der im *Noctiluca*-Kerne gefundene sich dunkelfärbende Körper wirklich ein Centrosom ist.

6. Kernwand und Teilungsmechanismus. Doflein fand hier und da, daß die Kernwand allmählich ins Protoplasma übergeht (1900, Fig. 18) und schließt, „daß die Kernmembran nur eine Verdichtung des letzteren ist“ (l. c. S. 20).

Diese Beobachtung Doflein's kann ich bestätigen, ich habe den Zusammenhang zwischen der Kernwand und dem Protoplasma mehrmals beobachtet und in Fig. 26 abgebildet, in anderen nicht abgebildeten Schnitten war er oft noch deutlicher sichtbar.

Eine andere Tatsache, welche diese Meinung stützt, findet man in den zusammengezogenen Kernen. Das Kerngerüst trennt sich nämlich leicht von der Kernwand, diese bleibt aber meistens mit dem Protoplasma zusammenhängen.

Nur bei der Einwirkung jener Fixiermittel, welche auf den *Noctiluca*-Kern eine heftige kontrahierende Wirkung ausüben, reißt die Kernwand vom Protoplasma ab, ebenso wie auch der Tonoplast bei der Plasmolyse abgeschwächter, pflanzlicher Zellen sich vom Protoplasma zu trennen imstande ist.

Diese beiden Beobachtungen stützen die Annahme, daß die Kernwand wenigstens bei *Noctiluca* morphologisch zum Protoplasma gehört.

Die lokomotorischen Kräfte der Kernteilung sucht Doflein in Gegensatz mit anderen Autoren in den Alveolenwänden des Kerngerüstes. Wenn die lebende Kernsubstanz aus den Querwänden vornehmlich in die Längswände übergeht, dehnen sich die Alveolen der Länge nach.

Auch dieser Meinung Doflein's schließe ich mich unbedingt an.

Daß die Sphärenhälften aktiv auseinanderwandern oder selbst, daß die Protoplasmafäden sich aktiv verlängern sollten, wie Calkins meinte, kann man zwar nicht als unmöglich zurückweisen, aber diese Annahmen stehen weit hinter jener Doflein's zurück. Allerorts sehen wir nämlich, daß das lebende Protoplasma zu aktiven Bewegungen befähigt ist. Warum sollte man dann die Bewegungsfähigkeit der ebenfalls lebenden Kernsubstanz zurückweisen und nur in die Protoplasmafäden lokalisieren?

Bei *Noctiluca* ist es sogar ganz unmöglich die Bewegungsfähigkeit der lebenden Kernsubstanz verneinen zu wollen. Die Wirkung der Fixiermittel ist dafür überzeugend. Die schnelltötenden, wie Osmiumsäure, Jod und Formol, verursachen eine aktive Kontraktion des Kernes beim Sterben, schwache Essigsäure und Chromsäure eine langsame, amöboide Bewegung, wie ich mehrmals zu beobachten imstande war und es im vorigen Kapitel beschrieben habe. Daraus geht mit Gewißheit hervor, daß die Alveolenwände im Kerne zu aktiven Bewegungen befähigt sind. Welche Erklärung des Teilungsmechanismus könnte deshalb wahrscheinlicher sein als diejenige, welche in den Alveolenwänden die lokomotorischen Kräfte der Teilung sucht! In der Sphäre und im Kerne besitzt die lebende Substanz die Fähigkeit aktive Bewegungen auszuführen, und offenbar führt sie dieselben aus. Einen kräftigen Beweisgrund für seine Meinung findet Doflein da, wo Sphäre und Kern sich zugleich und nebeneinander teilen, da kann von einer passiven Kernteilung durch die aktive Sphäre keinenfalls die Rede sein.

Diese von Doflein und von mir erwähnten Tatsachen und Ausführungen stehen in erfreulicher Übereinstimmung mit der von Stomps aufgestellten Theorie, daß der Kernteilungsmechanismus nicht gefunden wird in Spindelfasern und Centrosomen sondern in Kernvakuolen, welche durch ihre Form- und Volumveränderungen die Bewegungserscheinungen in den Kernen bestimmen, was nach obenstehenden Ausführungen wenigstens für den *Noctiluca*-Kern gewiß

zutrifft. Der Kern muß dann als ein Vakuolenkomplex betrachtet werden. In dieser Hinsicht stimmen die Alveolen oder Vakuolen des *Noctiluca*-Kernes überein mit den kleinen Plasmavakuolen, welche bei der Veränderung von Trophoplasma in Kinoplasma sich in Längsreihen anordnen und die Spindelfasern entstehen lassen.

Stomps und ebenso Grégoire, Berghs und Densmore bekämpfen die Meinung, daß die Protoplasmafäden die lokomotorischen Elemente der Kernteilung sein sollten. Sie beobachteten niemals, daß die Plasmafäden an der Kernwand einen Stützpunkt erhielten und ein Centrosom als Teilungszentrum entbehren die höheren Pflanzen ganz und gar.

Beschränken wir uns bei unseren Schlußfolgerungen auf *Noctiluca*, dann können wir sagen: Die lokomotorischen Kräfte der Kernteilung werden nicht ausschließlich in der Sphäre gefunden, sondern sind überall in der lebenden Substanz vertreten, der Kern und die Sphäre teilen sich jedenfalls beide aktiv. Wahrscheinlich ist man berechtigt das Kerngerüst als einen Vakuolenkomplex, die Kernwand als einen Tonoplast zu betrachten. Diese Vakuolen sind die wichtigsten aktiven Elemente der Kernteilung.

Am Ende dieses Kapitels und obgleich ich, wie gesagt, über die erhaltenen Bilder und den relativen Wert der Fixiermittel im Anschluß an andere Untersuchungen näher berichten werde, ist es vielleicht nützlich schon jetzt mitzuteilen, daß meiner Meinung nach kein einziges Fixiermittel die lebenden Strukturen genau fixiert. Die am meisten mit den lebenden Kernstrukturen übereinstimmenden Bilder gewährten mir die alkoholischen Sublimatlösungen, und diejenigen Gemische, welche wenigstens 3 % Essigsäure enthielten, wie z. B. starke Flemming, die Gemenge von Tellyesniczky, Juel und Guignard, Alkohol-Eisessig und Pikrin-Essigsäure. Nach Fixierungen bei 35 °C waren die Bilder auffallend besser, als bei niederen oder höheren Temperaturen. Die Osmiumsäure dagegen erwies sich wenigstens für die *Noctiluca*-Cytologie als ein sehr schlechtes Fixiermittel.

Kapitel V.

Teilung, Kopulation, Sporulation.

Im Anfang dieser Arbeit haben wir schon zum Teil die Bedeutung der verschiedenen tentakellosen Zustände, welche allerdings nur spärlich zwischen den gewöhnlichen Individuen gefunden werden, kennen gelernt. Wir haben gesehen, daß *Noctiluca* sich durch Teilung und durch Sporulation vermehrt. Das Vorkommen der Kopulation ist durch den von Doflein selbst (1916, S. 635) ausgesprochenen Zweifel wieder in Frage gestellt worden. Dieser Zweifel wurde zuerst von Moroff 1908 oder 1909 ausgesprochen.

Jedenfalls können wir alle Zustände, welche sich auf diese drei Vorgänge beziehen, erwarten.

Am häufigsten findet man weit fortgeschrittene Zustände der Sporulation, kugelrunde Individuen, welche ganz leer erscheinen, aber einseitig auf einem Drittel oder Viertel der Oberfläche einige hundert Knospen tragen. Auch findet man eingeschnürte doppelte Individuen, wobei es sich nicht ohne weiteres sagen läßt, ob es Teilungs- oder Kopulationszustände sind. Viel seltener bekommt man noch andere zur Teilung oder zur Kopulation gehörige Individuen zu Gesicht, welche uns den ganzen Lebenskreis von *Noctiluca* verständlich machen.

In erster Linie war es mir ein großes Desideratum Kopulations- und Teilungszustände voneinander unterscheiden zu können. Dazu war es nötig, solche Zustände einige Zeit isoliert am Leben zu behalten, was eine sehr schwere Aufgabe ist, wegen der großen Empfindlichkeit der Noctiluken.

Für diese Experimente benutzte ich kleine, $^1/_2$ cm tiefe Glasschüsseln mit senkrechten Wänden, welche ich mit einem Stück Papier überdeckte, damit die Tiere nicht mit trockner Luft in Berührung kommen konnten, was verhängnisvoll für sie ist, wie schon Cienkowski bemerkt hat. In die Schüsseln brachte ich gut filtriertes Meereswasser, welches ich vorher genau mit einer schwachen Vergrößerung untersuchte, damit nicht eine so durchsichtige *Noctiluca* im Wasser zurückbleiben und durch die Möglichkeit einer Verwechslung das Experiment seines Werts berauben würde.

Jedes isolierte Doppelexemplar zeichnete ich genau und blieb es am Leben, dann konnte schon nach wenigen Stunden der Verlauf des Vorganges durch Vergleichung mit der Zeichnung festgestellt werden. Bisweilen lebte ein Exemplar noch am folgenden

Morgen. So zeigte sich, daß sich nicht nur Teilungs-, sondern auch Kopulationszustände vorfinden und bald konnte ich sie ohne weiteres unterscheiden.

Die Teilungszustände zeigen eine deutliche, die beiden Hälften trennende Protoplasmalinie[1]) (Fig. 4). Die Kerne liegen dicht an dieser Trennungslinie. In Kopulationszuständen sind die Hälften nicht durch eine Linie getrennt. Die Kerne liegen weiter auseinander (Fig. 5).

Teilung. Außer den Doppelexemplaren finden sich auch kugelrunde Individuen mit kurzem Tentakel (Fig. 2) und ohne Tentakel (Fig. 3). Ishikawa belehrte uns schon zum Teil über die Bedeutung dieser Zustände. Die Tiere mit kurzem Tentakel sind diejenigen, welche sich zur Teilung anschicken oder aus einer Teilung entstandene Individuen, welche frei geworden sind, ehe sie den Tentakel ganz erneuert hatten. Die tentakellosen sind diejenigen, welche den Tentakel schon eingezogen haben und im Begriff sind, die Kernteilung durchzumachen. In allen diesen Individuen finden sich Nahrungsvakuolen mit Nahrungsresten. Die Reste vom Mund und Staborgan bilden eine schmale Linie.

Sobald die Kernteilung stattgefunden hat, verlängert sich diese Linie entlang dem ganzen Umkreis, die *Noctiluca* verbreitert sich, es entsteht das Stadium der Fig. 4. Dann teilt sich die *Noctiluca* und die beiden neuen Individuen erhalten einen neuen Mund und Tentakel.

Alle diese Stadien finden sich wirklich und man kann jedesmal durch die Kulturen das nächstfolgende Stadium erlangen.

Kopulation. Wir haben schon gesehen, daß die Doppelexemplare ohne Trennungslinie sich als Kopulationszustände erwiesen haben. In den Experimenten konnte durch Vergleichung mit den Zeichnungen der Fortschritt der Kopulation deutlich festgestellt werden. Ich habe Zustände isoliert, welche gerade die Kopulation angefangen hatten und ebenfalls alle weiteren Zustände bis solche, welche sich schon beinahe vereinigt hatten. Zur Kernverschmelzung gelangten die Tiere nur selten. Sie scheinen von den abnormen Umständen so beeinträchtigt und abgeschwächt zu werden, daß sie bald ihren Vereinigungsdrang einbüßen.

Außer dem Kern findet sich in jeder der beiden Hälften eine Protoplasmahäufung, welche dem Kerne dicht angeschmiegt oder

[1]) In Wirklichkeit ist es eine Trennungsfläche.



weiter davon entfernt liegt (Fig. 5). Vermutlich sind es die Sphären. Mehrmals habe ich gesehen, daß diese Sphären näher aneinander rückten und zusammenflossen. Die gemeinschaftliche Sphäre lag dann in der Mitte zwischen den beiden Kernen. Deshalb war zu erwarten, daß die Kerne ebenfalls verschmelzen müßten. Gewißheit erlangte ich nur erst, als einmal das isolierte Doppelexemplar so lang am Leben blieb, bis auch die Kerne verschmolzen waren. Diesen Fall werden wir im folgenden Paragraphen besprechen. Das wirkliche Vorkommen der Kopulation braucht man deshalb nicht zu bezweifeln.

Da Doflein eine Ausstoßung zweier oder dreier Richtungskörper einem Reduktionsvorgang zufolge vermutete, ehe die Kernverschmelzung stattfindet, habe ich der Möglichkeit dieser Ausstoßung sehr große Aufmerksamkeit gewidmet. Sehr viele verschieden weit fortgeschrittene, lebendige und fixierte Zustände habe ich genau untersucht und ebenso wie Doflein habe auch ich niemals die geringste Andeutung einer Reduktion gefunden. Vor der Kopulation findet höchstwahrscheinlich die Reduktion nicht statt.

Sporulation. Außer den Sporulationszuständen mit einigen hundert Knospen kann man noch vielerlei kugelrunde Exemplare finden, welche darin übereinstimmen, daß sie keine Nahrungsreste enthalten und sich auszeichnen durch ihre große Leerheit und Durchsichtigkeit. In ziemlich großer Zahl findet man solche kugelrunden Individuen, welche nur einen Kern und ein sternförmiges Protoplasma enthalten (Fig. 6). Dieses ist in der Nähe des Kernes dichter gefügt und bildet die Sphäre. Sie unterscheiden sich von denjenigen kugelrunden Individuen, welche bei der Teilung beschrieben sind, dadurch, daß sie Reste vom Cytostoma und Staborgan entbehren und keine Nahrungsreste enthalten. Ishikawa beschrieb schon diesen Zustand als das Stadium, worauf die Sporulation folgen mußte.

Die ersten Kernteilungsstadien der Sporulation findet man nur sehr selten, was gewiß nur durch das schnelle Tempo dieser Teilungen zu erklären ist. Unter der großen Zahl der Noctiluken, welche ich lebendig oder fixiert gesehen habe, habe ich jedoch alle Zustände der Sporulation gefunden: Individuen, welche nur eine Kernteilungsspindel an der Körperwand zeigten, solche mit zwei Kernen, zwei Spindeln, vier Kernen usw.

Am meisten bekommt man noch die Individuen zu Gesicht, welche einen ungeteilten Kern enthalten und solche, welche sehr viele Knospen tragen.

Der von Ishikawa vermutete Zusammenhang zwischen den einkernigen kugelrunden Individuen und den ersten Kernteilungszuständen der Sporulation ist nicht zuverlässig nachgewiesen worden. Ich habe mich wiederholt bemüht, die einkernigen Individuen zu isolieren und weiter entwickeln zu lassen. Ich habe diese sogar zwei Tage über am Leben bleiben gesehen, aber niemals sah ich das Fortschreiten der Entwicklung. Da sich diese Individuen verhältnismäßig viel zwischen den Noctiluken finden, liegt es auf der Hand, daß sie lange in diesem Zustande verharren. Durch die lange Dauer dieses einkernigen Zustandes neben den abnormen Umständen in den Experimenten kann das Ausbleiben der Kernteilungen zur Genüge erklärt werden.

Trotzdem auch ich den Zusammenhang darzutun nicht imstande gewesen bin, möchte ich doch Ishikawa in dieser Hinsicht gerne beistimmen, denn die Individuen mit sternförmigem Protoplasma sind deutlich verschieden von jenen mit Cytostomrest und außerdem gleichen sie genau denjenigen Individuen, welche die Sporulationsteilungen durchmachen.

Hinsichtlich der Sporulation gibt es noch einen Meinungsunterschied. Ishikawa bildet Sporulationszustände ab mit ungleichzeitiger Kernteilung; die Sporulationsteilungen finden im allgemeinen nicht gleichzeitig statt. Doflein behauptet, daß die Teilungen besonders im Anfange der Sporulation völlig gleichzeitig vor sich gehen und er bildet eine Sporulation ab mit 256 Knospen, welche noch zu vieren lagen. Die von Ishikawa beschriebenen Unregelmäßigkeiten schreibt er den abnormen Umständen von Ishikawa's Kulturen zu.

Ich habe immer nur frisches Material fixiert und ich habe gefunden, daß die Teilungen bald gleichzeitig, bald ungleichzeitig stattfinden. Ich habe Individuen mit 32 Knospen, welche genau zu vieren lagen, gefunden, aber auch Individuen mit vier oder acht Spindeln, wovon einige die Teilung schon beendigt hatten, während andere dieselbe gerade anfingen. Unter den weit fortgeschrittenen Zuständen fand ich einen, der 596 Knospen und Teilungsspindeln trug. Wenn ich die größeren Knospen und die Teilungsspindeln doppelt zählte, blieb indessen die Anzahl der Knospen beträchtlich unter 1024, der nächsten Potenz von zwei, zurück. Daß dieses Individuum einen Teil der Leibeswand mit einigen Kernen abgeschnürt hatte, wie Doflein für möglich hält, ist nicht wahrscheinlich, denn der Bezirk der Knospen war genau kreisrund. Wir müssen annehmen, daß auch unter ganz normalen Umständen die Sporulationsteilungen *bisweilen ungleichzeitig* stattfinden können.

Jetzt bleibt uns übrig, den Kernteilungsvorgang näher zu betrachten. Hier haben wir die folgenden ungelösten Fragen zu beantworten: 1. Sind während der Kernteilung Chromosomen vorhanden, wie Ishikawa und Calkins annehmen? 2. Tritt ein Kernplattestadium auf, wie Calkins behauptet? 3. Werden die Karyosomen Calkins' während der Anaphase aufs neue gebildet oder bleiben, wie Doflein meint, die Reste seiner Nucleolen während der Teilung sichtbar?

Wie unsere Fig. 9 zeigt, liegen zwar die Chromatinkörner in Reihen, aber sie bilden keine Chromosomen. Man sieht Verbindungsbrücken zwischen den unregelmäßig geformten Chromatinkörnern der verschiedenen Reihen, wie gerade auch die Abbildungen Ishikawa's deutlich zeigen, z. B. 1894, Fig. 37. Die Anwesenheit dieser Verbindungsbrücken ist nicht in Einklang zu bringen mit der Annahme gesonderter Chromosomen. Sind die unregelmäßigen Chromatinkörner nur die Knotenpunkte des alveolären Kerngerüstes, wie sich oben schon als sehr wahrscheinlich herausgestellt hat, dann ist die Entstehung der Längsreihen und der Verbindungsbrücken der Dehnung der Alveolen zufolge leicht zu verstehen. Doflein hat recht, gegen Ishikawa und Calkins zu behaupten, daß die Längsreihen der Chromatinkörner nur dadurch gebildet werden, daß die Alveolen des Kerngerüstes sich der Länge nach strecken.

Viele Teilungszustände habe ich fixiert, aber eine Äquatorialplatte habe ich niemals angetroffen. Deshalb möchte ich Doflein beistimmen, daß eine Kernplatte bei *Noctiluca* nicht auftritt.

Betreffs der dritten Frage ist zu bemerken, daß sich in allen Stadien der Kernteilung (z. B. Fig. 9) an verschiedenen Stellen unregelmäßige Brocken chromatischer Substanz vorfinden. Ishikawa (1899, Fig. 5 und 6) bildet diese Körper ebenfalls ab, er gibt davon aber keine Erklärung. Doflein behanptet, daß es Reste der Nucleolen sind. Auch dieser Meinung kann ich nicht ganz beipflichten. Es sind gewiß dieselben Bildungen, welche im Ruhekerne sich vorfinden und die ich mit Doflein als Nucleolengruppen bezeichnet habe. Ich glaube nur nicht, daß es zugrunde gehende Reste sind. Sie färben sich mit Heidenhain's Hämatoxylin ziemlich dunkel und finden sich in allen Teilungsphasen, ja sogar noch in der späten Anaphase vor, deshalb konnte Calkins meinen, es seien seine Karyosomen, die in der Anaphase wieder hergestellt würden. Sogar ist hin und wieder zu beobachten, daß die Brocken aus mehreren

Nucleolen zusammengesetzt sind, wie im Ruhekern. Diese Tatsachen stimmen nicht mit demjenigen, was wir von den Nucleolen anderer Protisten und der höheren Tiere und Pflanzen wissen, welche während der Teilung immer zugrunde gehen. Diese sogenannten Nucleolen von *Noctiluca* gehen vielmehr unverändert in die Tochterkerne über. Hierauf werde ich im letzten Kapitel zurückkommen.

Hier ist noch die Frage zu erörtern, ob die Sphäre, welche während der Kernteilung so große Wichtigkeit besitzt, auch neben dem Ruhekerne, wie Calkins behauptet, vorhanden ist.

Um diese Frage zu beantworten, habe ich von auf verschiedene Weisen fixierten Noctiluken Längs-, Quer- und Frontalschnitte angefertigt. Zu diesem Zweck wählte ich die meist verschiedenen Fixiermittel, wie Alkohol-Eisessig, Sublimat, starke Flemming'sche Lösung und das Gemenge von Tellyesniczky. Besonders das Studium der Querschnitte zeigte, daß keine Sphäre vorhanden war. Fig. 8 stellt einen Frontalschnitt vor; neben dem Kerne findet sich ein dichtes Protoplasma, welches man für die Sphäre halten könnte. Verfolgt man es aber weiter in der Schnittserie, so ergibt es sich, daß die Anhäufung das dichtere, um den Mund gelegene Protoplasma ist.

Weil ich zwischen den Noctiluken immer nur wenige Teilungszustände fand, wollte ich untersuchen, ob die Teilung vielleicht vorwiegend in der Nacht stattfindet wie bei *Spirogyra*, *Ceratium* usw. Dazu habe ich eine kleine Menge Noctiluca in reichlichem Meereswasser ins Dunkle gestellt und abends um 11 Uhr fixiert. Als ich dieselben untersuchte, stellte sich heraus, daß die große Mehrzahl der Individuen sich ebenso wie am Tage im gewöhnlichen, vegetativen Zustande befand.

Kapitel VI.

Zusammenhang zwischen Kopulation und Sporulation.

In dem Lebenskreis von *Noctiluca* haben wir drei Vorgänge kennen gelernt: die gewöhnliche, vegetative Zweiteilung, die Kopulation und die Sporulation. Jetzt bleibt uns übrig, einen möglichen Zusammenhang dieser Vorgänge nachzuforschen.

Cienkowski vermutete, und Doflein (1900) war überzeugt, daß nach der Kopulation der tentakellose Zustand und nach diesem die

Sporulation folgt. ISHIKAWA hingegen fand in einem seiner Versuche, als er einen Kopulationszustand isoliert hatte, am folgenden Morgen ein tentakelführendes Individuum, welches sich zwei Tage über unverändert erhielt. In einem anderen Falle folgte unmittelbar auf die Kopulation eine Zweiteilung und nach der Meinung ISHIKAWA's fängt dann früher oder später die Sporulation an. Später (1916) neigte DOFLEIN sich zu der Annahme, daß vielleicht nach der Sporulation eine Kopulation der Schwärmsporen stattfinden könnte. Die letzte Meinung hat meiner Ansicht nach keine Berechtigung, da wir die Kopulation zweier Noctiluken und sogar die Kernverschmelzung nachgewiesen haben.

Folglich haben wir drei Möglichkeiten:

1. Die aus der Kopulation entstandene, doppelte *Noctiluca* kehrt sofort zum tentakelführenden Zustand und in das vegetative Leben zurück (ISHIKAWA, 1. Experiment).

2. Unmittelbar nach der Kopulation findet eine Teilung statt, darauf fängt früher oder später die Sporulation an (ISHIKAWA, 2. Experiment).

3. Nach der Kopulation folgt ein tentakelloser Zustand und ferner die Sporulation (CIENKOWSKI, PLATE, DOFLEIN).

Die Entscheidung in dieser dreifachen Möglichkeit kann nur durch Experimente herbeigeführt werden. Man wollte die ganze Weiterentwicklung eines Kopulationszustandes z. B. im hängenden Tropfen unter dem Mikroskop untersuchen. Einstweilen ist aber die Verwirklichung dieses Experimentes noch unmöglich, da wir eine *Noctiluca* unter jenen abnormen Umständen nicht so lange am Leben erhalten können.

In Ermangelung jener vollständigen und direkten Beobachtung könnten zwei Experimente eventuell die Richtigkeit der Meinung ISHIKAWA's oder DOFLEIN's beweisen.

Erstens sollte es mehrmals gelingen einen Kopulationszustand am Leben zu behalten, nicht nur bis zur Kernverschmelzung, aber noch bis zum Anfang des nächstfolgenden Vorganges. Zweitens sollten die tentakellosen Zustände mit sternförmigem Protoplasma isoliert werden um festzustellen, ob darin wirklich die Sporulationsteilungen auftreten.

Da ersteres mir schon einmal gelungen ist, liegt die Hoffnung nahe, daß schließlich diese beiden Resultate erreicht werden können.

DOFLEIN machte zugunsten seiner Annahme, namentlich des unmittelbaren Zusammenhanges von Kopulation und Sporulation ein Argument geltend, dem man meiner Meinung nach keinen großen

Wert beimessen kann. Er führte an, daß sich unter den tentakellosen Individuen solche fanden, welche um das Doppelte größer waren und „deren Masse zwei konjugierten Exemplaren entsprach.“

Daß ein Individuum, welches aus einer Kopulation entstanden ist, einen Durchmesser, welcher im Verhältnis $1 : \sqrt[3]{2}$ größer ist, besitzen muß, braucht man gewiß nicht zu bezweifeln.

Goethart und Heinsius haben experimentell nachgewiesen, daß in Meereswasser von bestimmtem Salzgehalt das spezifische Gewicht den Noctiluken konstant ist. In Meereswasser von 1,024 bestimmten sie das spez. Gew. der Noctiluken auf 1,014. Auch Massart fand dieselbe Zahl. Weiter fanden beide ersteren eine Volumzunahme mit Verringerung des spezifischen Gewichtes, wenn die Tiere in Meereswasser von geringerem Salzgehalt gebracht werden. Aus meinen Versuchen ging hervor, daß die verschiedenen Entwicklungszustände genau dasselbe spez. Gew. besitzen wie die tentakelführenden Individuen. Wenn man fixierte Noctiluken in Alkohol verschiedener Stärke, in Benzol-Alkohol und in Benzol überbringt, benehmen sich die tentakellosen Individuen genau wie die tentakelführenden; die Sporulationen, die Kopulationen und die Zustände mit sternförmigem Protoplasma schwimmen oder sinken genau gleichzeitig mit den vegetativen Individuen.

Besonders aus der von Goethart und Heinsius beobachteten Volumvergrößerung bei Verringerung des spezifischen Gewichtes und aus der Tatsache, daß das Protoplasma der Noctiluken schwerer ist als das Meereswasser — denn gestorbene Noctiluken sinken bald — geht mit Gewißheit hervor, daß die aus einer Kopulation entstandenen Individuen, welche deshalb die doppelte Protoplasmamenge enthalten, auch doppelte Größe besitzen müssen, um dasselbe spez. Gew. beibehalten zu können.

Aber warum muß dann das Argument Doflein's für wertlos erklärt werden? Ich beobachtete nämlich, daß Noctiluken sehr verschiedener Größe in Kopulation gefunden werden, obschon immer nur zwei Exemplare gleicher Größe kopulieren. Folglich entstehen auch aus den Kopulationen Exemplare mit größerem und kleinerem Durchmesser. Um zu untersuchen, ob Doflein Recht hat mit seiner Behauptung, daß die Sporulationen doppelten Inhalt besitzen, habe ich öfters Messungen ausgeführt und dabei habe ich sehr verschiedene Werte der Durchmesser sporulierender Individuen erhalten. Aus jenen weit auseinanderliegenden Zahlen war eine doppelte Größe jener Individuen gar nicht festzustellen.

Diese Messungen erregten bei mir den Gedanken, daß es vielleicht möglich sein würde, vermittels solcher Messungen und der Berechnung einer Variationskurve hinsichtlich der drei obengenannten Möglichkeiten einen Schritt näher zur Wahrheit zu kommen.

Diese Betrachtung gründet sich auf die oben ausgeführte Tatsache, daß aus einer Kopulation entstandene Individuen, wie sie auch beschaffen sein mögen, einen Durchmesser, welcher $\sqrt[3]{2}$ oder 1,26 mal größer ist als jener der Eltern, besitzen müssen.

Wenn in dem erstgenannten Experimente Ishikawa s keine Täuschung vorliegt und wenn es allgemein gültig ist, beweist dieses Experiment die erste Möglichkeit, namentlich die Unabhängigkeit von Kopulation und Sporulation. Die durch Kopulation entstandenen Noctiluken kehren dann unmittelbar in das vegetative Leben zurück, Sie werden wieder zu tentakelführenden Individuen, sind dann aber doppelwertig. Und diese Möglichkeit kann man nicht ohne weiteres zurückweisen, da z. B. unter den Floriden (*Polysiphonia* u. a.) haploide und diploide, aber äußerlich gleichförmige Generationen sich nebeneinander vorfinden.

Die Entscheidung über diese Möglichkeit muß vermittelst Messungen gewöhnlicher, vegetativer Noctiluken erreicht werden können. Die ziemlich große Zahl der Kopulationen, welche dann zu Generationen doppelwertiger Noctiluken führen, muß die Variationskurve der Durchmesser beeinflussen und muß deshalb in jener Kurve auch nachgewiesen werden können. Messung und Zählung der Individuen ist hier aber gänzlich ungenügend, denn die Zweigipfeligkeit jener Kurve kann ganz versteckt bleiben und diese verdeckte Zweigipfeligkeit ist dann nur durch Berechnung nachweisbar.

Den Durchmesser der Noctiluken bestimmte ich mit einem Okularmikrometer, wobei die Striche des Mikrometers $= 32\ \mu$ waren. Die Größe der Noctiluken konnte also durch Berechnung unmittelbar gefunden werden.

Der Durchmesser einer länglichen *Noctiluca* ergab sich aus dem Mittelwert der Achsen.

Nachdem ich wiederholt einige hundert Individuen gemessen hatte, habe ich mit großer Sorgfalt von einer frisch gefangenen, kleinen Quantität, welche Noctiluken deshalb gewiß aus Meereswasser desselben spezifischen Gewichtes stammten, die Durchmesser bestimmt. Die so erhaltenen Zahlen folgen hier in einer Tabelle.

Größe	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Zahl	1	0	2	2	2	9	12	29	57	83	101	116
Größe	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Zahl	132	129	90	67	47	28	21	5	5	3	1	

In der oberen Reihe findet man die Größe der Individuen in Striche des Mikrometers, in der unteren, wie viele Individuen jeder Größe gefunden wurden.

Die Kurve dieser Zahlen hat gewiß den Anschein einer eingipfligen, aber, wie schon gesagt, durch die Vergleichung mit der durch Berechnung gefundenen theoretischen Kurve muß das Vorhandensein einer möglichen, verdeckten Zweigipfligkeit festgestellt werden. Zeigt die Beobachtungskurve deutlich eine Abweichung von der berechneten, dann kann diese Abweichung das Vorkommen einer größeren oder kleineren Anzahl doppelwertiger Individuen zeigen.

Die Kurve bezieht sich auf 942 Individuen. Für den Mittelwert der Durchmesser finden wir M = 19,93. Wir nehmen dafür M = 20.

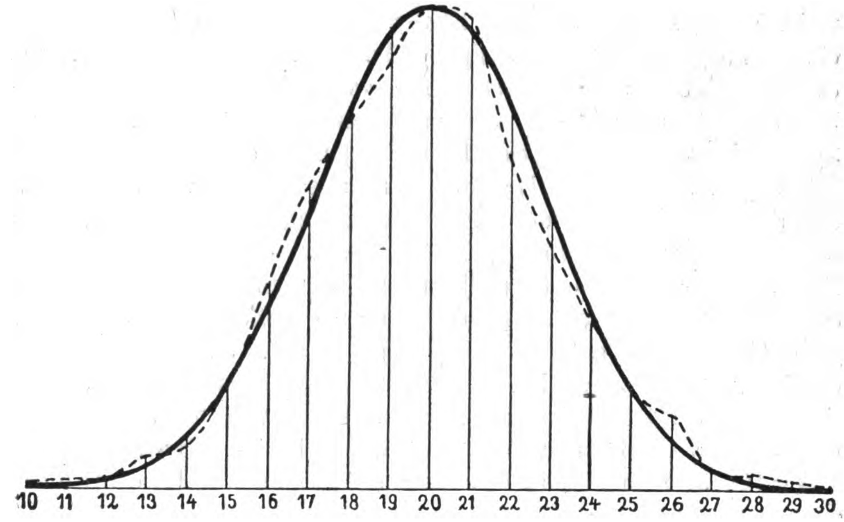
Die von mir befolgte Methode ist genau dieselbe, wie sie von Heincke und Ehrenbaum in so mustergültiger Weise bei ihren Untersuchungen über die planktonischen Fischeier angewandt wurde.

Vermittels der Funktion $y = \frac{h}{\sqrt{\pi}} e^{-h^2 x^2}$ berechnen wir die Werte von y, welche zu den verschiedenen Werten von x gehören. Wir erlangen dann die Mengen der Individuen jeder bestimmten Größe, wie diese Zahlen nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung sollen sein, wenn alle Noctiluken denselben, d. h. einfachen Wert besitzen. Zur Vergleichung stellen wir die beobachteten und die berechneten Zahlen untereinander.

(Siehe Tabelle auf Seite 187.)

Viel deutlicher noch spricht die Übereinstimmung der beobachteten und berechneten Resultate aus der graphischen Darstellung.

Größe	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Beobachtete Zahlen	1	0	2	2	2	9	12	29	57	83	101	116
Berechnete Zahlen	0,02	0,08	0,28	0,9	2,5	6	14	28	49	76	103	124
Größe	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Beobachtete Zahlen	132	129	90	67	47	28	21	5	5	3	1	
Berechnete Zahlen	132	124	103	76	49	28	14	6	2,5	0,9	0,28	



Graphische Darstellung der Messungen und der Berechnung.
— — — = durch die Messungen erhaltene Kurve.
——— = berechnete eingipflige Kurve.

Aus dieser Berechnung ergibt sich, daß ohne jeden Zweifel die durch Messungen erhaltene Kurve rein eingipflig ist. Alle tentakelführenden Individuen sind deshalb gleichen, d. h. einfachen Wertes.

Hierdurch ist die aus Ishikawa's ersterem Experimente hervorgehende Annahme, *daß die durch Kopulation entstandenen, doppelten Individuen ohne Verringerung ihrer Masse zum vegetativen Leben zurückkehren,* mit *Gewißheit*

widersprochen. Nur die zweite Annahme Ishikawa's und jene Doflein's können sich in der Zukunft als Wahrheit ergeben. Die Entscheidung über diese beiden Möglichkeiten ist nur durch unmittelbare Beobachtung zu erlangen.

Wie schon gesagt ist es mir einmal gelungen eine Kopulation bis zur Kernverschmelzung am Leben zu behalten. Der sorgfältig isolierte Kopulationszustand hatte sich weiter entwickelt und am folgenden Morgen fand ich in der Schüssel mit Meereswasser ein kugelrundes Individuum mit sternförmigem Protoplasma, welchen Zustand wir (wohl mit Recht) für das Anfangsstadium der Sporulation halten.

Aus diesem Resultate ergibt sich ein Hinweis dahin, daß die Annahme von Cienkowski und Doflein richtig ist.

Durch die großen Schwierigkeiten der Experimente ist es aber nicht ganz unmöglich, daß Fehler vorkommen, wie die beiden einander widersprechenden Angaben Ishikawa's deutlich zeigen. Nur dann kann man sicher gehen, wenn man dasselbe Resultat wiederholt erlangt hat. Derzeit kann man nur sagen, daß vermutlich die Sporulation ohne vorhergehende Teilung nach der Kopulation folgt.

Der wahrscheinlichste Lebenskreis von *Noctiluca* ist also der folgende. Aus den Sporen entwickeln sich kleine Noctiluken. Wenn diese eine bestimmte Größe erreicht haben, fangen sie an, sich durch vegetative Zweiteilung zu vermehren. Das Auftreten einer Teilung ist nicht abhängig von der Größe, denn Individuen jeder Größe trifft man in Teilung an. Dann und wann vereinigen sich zwei Noctiluken derselben Größe durch Kopulation zu einem kugelrunden, nur einen Kern enthaltenden Individuum, welches nach einer Ruheperiode vermittels Kern- und Plasmateilungen die Knospen erzeugt.

Nur ein Vorgang in diesem Lebenskreise bleibt ganz dunkel, nämlich wann die Chromatinreduktion stattfindet. Dieser Punkt ist von großem Interesse mit Bezug auf die Frage, ob die Kerne der vegetativen Noctiluken sich im haploiden oder im diploiden Zustande befinden.

Die Ausstoßung von Richtungskörpern vor der Kopulation ist von Doflein niemals beobachtet worden und obgleich ich in allen verschiedenen Stadien der Kopulation speziell darauf geachtet habe, habe auch ich niemals nur eine Spur solcher Reduktion gefunden.

Auf cytologischem Wege wird die Reduktion sich nur schwerlich

feststellen lassen, weil bei *Noctiluca* keine Chromosomen auftreten und deshalb die Zahlreduktion nicht festgestellt werden kann.

Ob in dem Lebenskreise von *Noctiluca* ein Stadium besteht, worin die von den beiden Eltern geerbten Träger der Eigenschaften wieder getrennt werden, wollen wir im folgenden Paragraphen untersuchen.

Kapitel VII.

Der Zeitpunkt der Reduktionsteilung.

Die Fortschritte der cytologischen Untersuchungen stützen immer mehr die auf theoretische Betrachtungen sich gründende Annahme, daß in jedem Lebenskreis, in welchem eine Befruchtung stattfindet, sich auch eine Reduktionsteilung vorfinden muß, ein Vorgang, worin die Träger der von den Eltern vererbten Eigenschaften wieder getrennt werden. Diese Chromatinreduktion vollzieht sich auf verschiedene Weisen. Sie kann stattfinden 1. vermittels einer Tetradenteilung, einer Teilung in vier gleichwertige Zellen, z. B. bei der Bildung von Spermatozoen, Tetrasporen und Pollenkörnern; 2. durch eine Teilung in vier Zellen, wovon drei degenerieren, wie bei der Embryosackentwicklung höherer Pflanzen; 3. durch eine Ausstoßung zweier oder dreier rückgebildeten Kerne (Richtungskörper), wie bei der Eireifung der Tiere.

Wenn während der Kernteilung eine bestimmte Zahl von Chromosomen auftritt, findet bei der Chromatinreduktion eine Zahlreduktion der Chromosomen bis zur Hälfte statt. In jenen Objekten, wo keine Chromosomen gefunden werden, kann freilich die Reduktion nicht durch exakte Zählung nachgewiesen werden, aber viele Beispiele unter den Protisten zeigen uns, daß auch da, wo nur Chromatinkörner in unbestimmter Zahl und keine Chromosomen vorkommen, eine Reduktion z. B. durch Ausstoßung von Richtungskörpern gefunden wird.

Der Zeitpunkt in dem Lebenskreise, wo die Reduktion stattfindet, ist nicht immer derselbe. Die Reduktionsteilung findet sich: 1. am Ende der Entwicklung, unmittelbar vor der Bildung der Geschlechtszellen (Tiere, *Fucaceae*, *Diatomeae*); 2. am Anfang des Lebenskreises, d. h. bei der ersten Teilung der befruchteten Eizelle, oder der durch Kopulation entstandenen Zygote (*Chlorophyceae*): 3. auf einem ganz anderen Zeitpunkte, während der Entwicklung (viele *Phaeophyceae* und *Rhodophyceae*, Moose und höhere Pflanzen).

Im letzten Falle macht das Individuum erst eine Zeit durch, wo die Kerne die 2 x- oder diploide Zahl der Chromosomen enthalten, dann vollzieht sich die Reduktion und im weiteren Teil des Lebenskreises enthalten sie die x- oder haploide Zahl. Die Entwicklung kann dann einen Generationswechsel zeigen, welcher in diesem Falle eine Abwechslung diploider und haploider Generationen ist. Diese Generationen können äußerlich gleichförmig sein (z. B. *Polysiphonia*), aber auch so verschieden, daß sie einander gar nicht gleichen (z. B. *Cutleria*, *Aglaozonia*).

Für die Bestimmung der Verwandtschaft verschiedener Gruppen ist die Zeit der Reduktionsteilung oft von großer Wichtigkeit, und da, wo die Verwandtschaft gesichert ist, kann man gelegentlich aus dem haploiden oder diploiden Zustande, worin sich die Kerne einer Art während des Lebenskreises befinden, mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit auf den Zustand der Kerne einer verwandten Art oder Gruppe schließen. Besonders in jenen Fällen, wie bei *Noctiluca*, wo durch den Mangel echter Chromosomen und die Unmöglichkeit einer exakten Zählung die Reduktion cytologisch nur schwerlich nachweisbar ist, kann die Cytologie der verwandten Organismen Aufschluß über den Zustand der Kerne geben.

Die nächsten Verwandten von *Noctiluca*, die anderen Cystoflagellaten sind: *Leptodiscus medusoides* von R. Hertwig 1877 aufgefunden, *Agrosphaera pellucida* (Lo Bianco 1903) und gewiß auch *Radiozoum lobatum* (Mingazzini 1904), alle aus dem Mittelmeer und schließlich *Craspedotella pileolus* (Kofoid 1905), welche im Stillen Ocean lebt. Daß eine dieser Arten eine bestimmte Chromosomenzahl besitzen könnte, ist gar nicht ausgeschlossen, ebenso wie unter den Diatomeen und den Peridineen einige Arten Chromosomen besitzen, welche eine Längsspaltung erfahren, während andere nur Chromatinkörner in den Kernen enthalten. Bis jetzt liegen aber über keine jener anderen Cystoflagellaten cytologische Untersuchungen vor; später werden sie vielleicht den gewünschten Aufschluß geben.

Die nächsten Verwandten der Cystoflagellaten sind zweifellos die Dinoflagellaten oder Peridineen. Diese wichtige Gruppe enthält ebenso wie andere Flagellatenordnungen (*Euglenoidea*, *Chrysomonadina* und *Protomonadina*) vielerlei Übergangsstufen von Lebewesen, welche man im Pflanzenreich zu stellen gezwungen ist, zu Organismen, welche man gewiß als niedere Tiere betrachten muß. *Ceratium* und seine nächsten Verwandten mit ihren Chromatophoren und ihrer Zellulosewand sind schon Pflanzen ebenso wie die grünen Euglenen

und andere grünliche Flagellaten, welche morphologisch ganz wie die Schwärmsporen der grünen Algen beschaffen sind.

Andere Dinoflagellaten sind den Algen noch viel näher verwandt und zeigen mit ihnen so große Ähnlichkeit, daß sie nur wegen der gefundenen Übergangsstufen zu den Peridineen gebracht werden. Diese Peridineengeschlechter, wie *Pyrocystis noctiluca*, *Phytodinium*, *Stylodinium* und *Gloeodinium* sind von Klebs zu einer Familie, den *Phytodinidae* vereinigt worden.

Andererseits gehören zu den Dinoflagellaten eine Reihe von Wesen, welche *Ceratium* mit den tierischen Formen der Dinoflagellaten vereinigen und welche über *Glenodinium* und *Amphidinium* zu *Gymnodinium* führen. Die Gymnodineen besitzen gar keine Chromatophoren und keine Zellulosewand, man kann sie aber von den Dinoflagellaten nicht trennen wegen der Übergänge und der typischen Anordnung der Flagellen, wovon eines gerade ausgestreckt ist, das andere in einer Ringfurche um den Körper liegt. Die Verwandtschaft mit tierischen Formen ergibt sich weiter aus der Fähigkeit einiger Gymnodinien Pseudopodien zu bilden wie die Amöben und auf diese Weise sogar Nahrung aufzunehmen (Schilling, Dangeard, Zacharias).

Diese Formen der Peridineen ohne Zellulosewand und ohne Chromatophoren sind die nächsten Verwandten von *Noctiluca*. Man könnte den Körper der Cystoflagellaten gleichsam durch Vergrößerung und Vakuolisierung des Protoplasmakörpers aus den Peridineen ableiten [1]).

Auch die Schwärmer von *Noctiluca*, die einfacheren Jugendformen, zeigen große Übereinstimmung mit den tierischen Dinoflagellaten, wie schon von Bütschli (1889, S. 1083) ausgeführt wurde. Beide besitzen eine Ringfurche, eine Längsfurche, zwei Flagellen, wovon eines bei den *Noctiluca*-Schwärmern dicker ist und vermutlich zum Tentakel wird, und eine kontraktile Vakuole, deren Lage übereinstimmt. Bütschli war (wohl mit Recht) nicht der Ansicht, *Noctiluca* in die Ordnung der Dinoflagellaten aufzunehmen. Sie steht in naher Verwandtschaft, ist aber doch ein abweichender Typus.

Da *Noctiluca* so große Verwandtschaft mit den Dinoflagellaten, aber ebenfalls eigentümliche Spezialisierungen aufweist, darf man erwarten, daß auch die Kernteilung Übereinstimmung mit jener der Dinoflagellaten, aber auch Spezialisierungen zeigen wird.

---

[1]) Allerdings darf man hieraus nicht folgern, daß auch die Phylogenie diesen Weg genommen hat. Die Cystoflagellaten entstanden eher mit den Peridineen aus früheren gemeinschaftlichen Ahnen.

Doflein (1900) erwähnte schon die große Übereinstimmung der *Noctiluca*-Cytologie mit jener der von Lauterborn untersuchten *Ceratium hirundinella*. Beide besitzen eine alveoläre Kernstruktur mit Chromatinkörnern und Nucleolen, die letzteren allerdings in verschiedener Zahl. Die Sphäre erklärte Doflein, meiner Meinung nach ganz richtig, für eine Neuerwerbung, „eine Erwerbung sui generis" von *Noctiluca*, und vielleicht der Cystoflagellaten überhaupt,

Eine weitere Übereinstimmung, welche Doflein damals nicht berücksichtigen konnte, findet man im Centrosom. Jollos fand bei *Gymnodium fucorum* und bei *Ceratium* in dem sich teilenden Kerne einen kleinen, runden Körper, welcher sich während der Teilung hantelförmig gestaltet. Eine Weile bleiben die Hälften noch durch eine Centrodesmose verbunden, darauf trennen sie sich ganz. Nach der Teilung verschwinden sie zwischen den Chromatinkörnern. Hartmann erwähnte (Verh. Int. Zool. Kongr. Graz, 1910, S. 418) bei *Ceratium hirundinella* ebenfalls einen kleinen dunklen und sich teilenden Körper. Und ebenso ist jetzt festgestellt worden, daß bei *Noctiluca* ein sich teilendes Centrosom besteht.

Daß das Centrosom von *Noctiluca* vermutlich während der Kernteilung aus dem Kerne heraustritt, versteht sich aus der Anwesenheit der Sphäre neben dem *Noctiluca*-Kerne.

Von großer Wichtigkeit wäre es jetzt, wenn die Zeit der Reduktion bei den Dinoflagellaten aufgefunden würde. Außer der abweichenden Beschreibung bei *Ceratium* von Borgert finden wir längsspaltende Chromosomen bei *Gonyaulax* (Entz) und bei *Diplodinium* (Dogiel). Daß eine Reduktionsteilung bei den Dinoflagellaten vorkommen muß, lehrt uns die Kopulation, welche von Stein gefunden ist bei *Amphidinium lacustre*, von Joseph (nach Zederbauer) bei einem *Peridinium* aus den Höhlen des Karstgebietes, von Zederbauer und Entz bei *Ceratium hirundinella*, von Ostenfeld vermutlich bei *Ceratium brachyceros* aus dem Victoria Nyanza, während Apstein die Sexualität vermutet bei *Ceratium tripos*. Leider bestehen hierüber keine cytologischen Untersuchungen und wir wissen nicht, in welchem Zustande die Kerne der Dinoflagellaten sich befinden.

Unsere Kenntnis der Reduktionsteilung müssen wir erlangen von weiterstehenden Gruppen der Pflanzen und der Tiere. Bei den Metazoen vollzieht sich die Reduktion immer unmittelbar vor der Bildung der Geschlechtszellen. Alle Kerne, außer jenen der Geschlechtszellen, sind deshalb diploid. Auch bei den tierischen Protisten, soweit sie untersucht worden sind, tritt die Reduktion

dem Anschein nach immer vor der Befruchtung oder der Kopulation auf. *Amoeba diploidea* ist nur eine scheinbare Ausnahme.

Von den algenähnlichen Protisten, den Phytoflagellaten ist nur wenig bekannt. GERTRAUD HAASE beschrieb die Kopulation bei *Euglena* und da sie eine Teilung der keimenden Zygote in acht junge Euglenen fand, vermutete sie, daß diese Teilung eine Reduktion ist und die Euglenen haploide Kerne besitzen. BERLINER und DOBELL vertreten aber für *Copromonas* die entgegengesetzte Ansicht.

Erst über die grünen Algen liegen vollständige, cytologische Untersuchungen vor. Sie alle besitzen haploide Kerne, die Reduktion findet immer in der keimenden Zygote statt. Von STRASSBURGER ist die Zahlreduktion bei *Chara* nachgewiesen worden. Unter den Conjugaten ist die Reduktion von *Spirogyra* und *Zygnema* vollständig beschrieben worden von KARSTEN, TRÖNDLE und KURSSANOW. In der keimenden Zygote teilt der Kern sich unter Zahlreduktion der Chromosomen in vier Tochterkerne, wovon drei degenerieren. Bei den Desmidiaceen verschwinden nur zwei Kerne und entstehen zwei Keime aus einer Zygote, während bei den Mesotaeniaceen (*Cylindrocystis*) vier Keime entstehen.

Unter den Confervoideen ist von ALLEN *Coleochaete* genau untersucht und die Zahlreduktion in der keimenden Zygote, aus welcher vier Keime entstehen, nachgewiesen worden. Bei vielen anderen Grünalgen ist die Teilung der Zygote in vier Keime beobachtet. All diese Algen sind haploid.

Die am nächsten mit den Phytoflagellaten verwandte und hier besonders wichtige Gruppe der Protococcoideen ist leider weniger genau untersucht. MERTON fand bei *Pleodorina* keine Spur einer Reduktion vor der Kopulation und bei vielen Protococcoideen ist eine Teilung der Zygote in vier oder mehr Keime nachgewiesen worden. z. B. von PASCHER bei *Chlamydomonas.* Auch diese Algen können mit großer Wahrscheinlichkeit für haploid gehalten werden.

Im Anschluß an diese Ausführungen über die Zeit der Reduktion ist es wichtig festzustellen, daß nach GRÉGOIRE (1910) die eigentliche Reduktion, die Trennung väterlicher und mütterlicher Chromosomen bei der Teilung in vieren immer während der ersten Teilung stattfindet (Präreduktion). Wo in einigen zoologischen Objekten die Zahlreduktion in der zweiten Teilung gefunden wird (Postreduktion), hat die Längsteilung der Chromosomen für die homoiotypische zweite Teilung, welche in den meisten botanischen Objekten während der Anaphase der ersten Teilung stattfindet, sich verfrüht. In der Kernplatte

liegen dann nicht 2 x Chromosomen, aber x Vierergruppen von Chromosomen.

Eine unerwartete Stütze findet diese Auffassung in den Untersuchungen über *Spirogyra*. Bei *Spirogyra neglecta* liegen in der Kernplatte der heterotypischen (ersteren) Teilung 12 Vierergruppen. In der Anaphase gehen hier aber nicht 24 (= 2 x) Chromosomen nach jedem Pole, wie in den erwähnten tierischen Objekten, sondern 12 längsgespaltene Chromosomen. Hier entstehen deshalb die Vierergruppen sicher durch eine verfrühte Längsspaltung. Bei *Spirogyra longata* und *calospora* hat sich die Längsspaltung der zweiten Teilung noch weiter verfrüht und liegen in der Kernplatte nicht 14 Vierergruppen, sondern 28 Gemini.

Können jetzt die bekannten Tatsachen uns lehren, wo die Reduktion bei *Noctiluca* stattfindet? Die nächsten Verwandten sind nicht untersucht. Die zoologischen Objekte lassen uns eine Ausstoßung von Richtungskörpern vor der Kopulation erwarten.

Da aber bei den Grünalgen und vermutlich auch bei den grünen Flagellaten die Reduktion n a c h der Kopulation auftritt, liegt die Erwartung ganz nahe, daß dies auch bei den verwandten Dinoflagellaten und deshalb auch bei den Cystoflagellaten der Fall sein wird.

Daß weder Doflein noch ich eine Ausstoßung von Richtungskörpern wahrnehmen konnten, erhöht die Wahrscheinlichkeit der Reduktion nach der Kopulation.

Eine Vorstellung jener Reduktion kann man sich aus der Angabe Ishikawa's machen, wonach auf die Kopulation eine Teilung und dann die Sporulation folgt, oder aus der Meinung Doflein's, daß nach der Kopulation ein Ruhezustand und dann die Sporulation auftritt.

Die von Ishikawa beschriebene Teilung kann aber gewiß keine Reduktionsteilung sein. Jedes der Tochterindividuen erhielt nämlich nach Ishikawa die Hälften der zwei nicht verschmolzenen Kerne.

Die Hälften verschmolzen nachher und folglich entstand dadurch ein diploider Kern.

Es gibt nur einen Vorgang in dem Lebenskreise von *Noctiluca*, wobei man sich vorstellen kann, daß die Reduktion stattfindet, namentlich die Sporulation. Die erste der Sporulationsteilungen muß die Reduktionsteilung sein.

Daß nicht vier, sondern zahlreiche Kerne auftreten, macht keine Schwierigkeit. Bei den Protococcoideen und Phytoflagellaten entstehen ebenfalls nicht immer vier, sondern acht, sechzehn oder mehr

haploide Zellen aus der sich teilenden Zygote. Ebenso folgen auch gelegentlich in ganz anderen Gruppen auf die Reduktionsteilung nicht eine, sondern zwei und mehr Teilungen, wie z. B. in den Antheridien von *Fucus* und den Asci der Ascomyceten.

Wenn wir auch ein Synapsisstadium erwarten dürfen, muß es gefunden werden in dem Ruhezustand mit sternförmigem Protoplasma. Auch die lange Dauer dieses Zustandes spricht dafür, weil die Synapsis im allgemeinen eine geraume Zeit beansprucht.

Kapitel VIII.

Noctiluca und die Cytologie der Protisten.

Während der Kernbau und besonders die Kernteilung der höheren Pflanzen und Tiere keine großen Unterschiede aufweisen, zeigt die Cytologie der Protisten eine außerordentliche Verschiedenheit. Das lange Ausbleiben einer zusammenfassenden Theorie, welche eine Übersicht über das Chaos der verschiedenen Typen gewährte, kann uns deshalb nicht befremden. Eine solche, von Hartmann aufgestellte Theorie erklärt aber schon soviel, daß ihre Gegner, welche ihre Grundlagen noch nicht für genügend gesichert halten, erklären (Doflein 1916, S. 264): „Die Hartmann'sche Hypothese ist ernsthafter Beachtung wert und vielleicht geeignet, bisher sehr schwer verständliche Tatsachen einer einheitlichen Erklärung zugänglich zu machen.“ Und wenn es später sich herausstellen würde, daß sie nicht mit der Wahrheit übereinstimmt, dann hat sie doch als Arbeitshypothese schon sehr großen Wert.

Während Doflein die Kerne der Protisten in bläschenförmige und massige Kerne unterscheidet, macht Hartmann einen Unterschied zwischen Karyosom-, Pseudokaryosom-, massigen und polyenergiden Kernen oder Polykaryen. Für die Ausführung dieser Begriffe und ebenso der Promitose, der cyklischen Veränderungen am Karysom, der Energidenlehre, der Bildung generativer Chromidien und der Auffassung der Kerne höherer Pflanzen und Tiere als Polykaryen, möchte ich auf die in dem Literaturverzeichnis genannten Arbeiten Hartmann's verweisen. Nur wollte ich hier betonen, daß die noch bestrittene, allgemeine Doppelkernigkeit der Protisten schon im Jahre 1910 (Hartmann und Chagas 1910; Hartmann 1911) von Hartmann selbst als unrichtig erkannt und verlassen worden ist.

Zugunsten der Meinung, daß die Kerne höherer Pflanzen und Tiere als Polykaryen, die Chromosomen als Monokaryen oder einwertige Kerne aufgefaßt werden müssen, kann man außer den Argumenten Hartmann's noch zwei, von Tischler zur Stütze der mit obengenannter Meinung eng zusammenhängenden Lehre der Chromosomen-Individualität verwendete Tatsachen aus der Botanik, welche von Hartmann nicht erwähnt worden sind, anführen.

1. Wenn in der Äquatorialebene einer Kernteilung ein Chromosom zurückbleibt, wird aus diesem Chromosom ein kleines Kernchen, welches eventuell während der nächsten Mitose wieder in den Kern aufgenommen wird.

2. In seiner *Dictyota*-Arbeit beschreibt Williams, daß nicht befruchtete Eizellen bisweilen eine parthenogenetische Entwicklung anfangen. Dabei bildet sich keine gewöhnliche Teilungsspindel, sondern „a cluster of nuclei is formed each containing sometimes one sometimes several chromosomes. These separate into two or more groups".

Diese Tatsachen sprechen für die Auffassung der Chromosomen als Monokaryen, da die Chromosomen sich hier gewiß als kleine Kerne benehmen.

Der wichtigste Punkt der Hartmann'schen Theorie ist gewiß die Lehre der polyenergiden Kerne. Und gerade dieser Teil ist es, wovon Doflein (1916, S. 264) sagte, daß sie „ernsthafter Beachtung wert ist". Man ist wohl schon heute berechtigt als Tatsache festzustellen, daß man viele Protistenkerne als zusammengesetzte oder polyenergide Kerne betrachten muß.

Sehr deutlich ersieht man die zusammengesetzte Natur dieser Kerne aus dem Lebenskreise der Trichonymphiden, welche von Hartmann selbst untersucht worden sind.

Auch die Coccidie *Adelea ovata* (Jollos), die Heliozoe *Wagnerella* (Zülzer) und die Radiolarien wie *Aulacantha*, *Thalassicola*, *Thalassophysa*, *Physematium* und junge Collozoen (Borgert, Hartmann, Hammer und Huth) zeigen deutlich ihre polyenergide Natur.

Die für unseren Zweck besonders wichtigen Dinoflagellaten besitzen massige Kerne, worin Jollos ein Teilungszentrum nachgewiesen hat. Wie wir schon gesagt haben, fanden Lauterborn und Jollos im Kerne von *Ceratium* Chromatinkörner und Nucleolen. Borgert dagegen beschreibt parallele, chromosomähnliche Fäden. Er schreibt die Perlstruktur dieser Fäden — auch er sah deshalb Chromatinkörner — an die Wirkung der Fixiermittel zu.

Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, daß auch die Kerne der Dinoflagellaten Polykaryen sind. Von Caullery ist nämlich eine neue Dinoflagellate als *Ellobiopsis chattoni* beschrieben worden, welche auch von Dogiel als eine Verwandte von *Gymnodinium pulvisculus* anerkannt worden ist. Dieses Tier enthält keinen gewöhnlichen Kern, sondern zahlreiche kleine, chromatische Kerne. Dieser Fund eröffnet die Möglichkeit, daß es sich später zeigen wird, daß die Kerne der übrigen Peridineen Polykaryen sind und sich verhalten zu jenen von *Ellobiopsis* wie die Kerne von *Trichonympha* und *Aulacantha* (ein einziger polyenergider Kern) zu jenen von *Callonympha* und älteren Collozoen (in jeder Zelle viele Monokaryen).

Für eine polyenergide Natur spricht weiter die Tatsache, daß viele parasitische und auch andere Dinoflagellaten in eine große Anzahl von Schwärmsporen auseinanderfallen, ebenso wie die Kerne der Trichonymphiden und der Radiolarien einer Zerfallsteilung bei der Gametenbildung unterliegen. Auch die Übereinstimmung, welche Borgert zwischen den Kernen von *Ceratium* und *Aulacantha* findet, spricht für diese Auffassung.

Erwägen wir jetzt, wie die bei *Noctiluca* gefundenen Tatsachen sich an die Hartmann'sche Theorie anschließen.

Wenn wir nur das Äußere ins Auge fassen, muß der Kern ebenso wie jene der Dinoflagellaten zu den massigen Kernen gerechnet werden. Bedenken wir aber, daß der *Noctiluca*-Kern eine ungewöhnliche Größe besitzt wie jene der Radiolarien und daß die Möglichkeit, selbst die Wahrscheinlichkeit vorliegt, daß die Kerne der so nah verwandten Dinoflagellaten Polykaryen sind, dann ergibt sich ebenfalls die Möglichkeit, daß der *Noctiluca*-Kern ein Polykaryon sei. Daß im Kerne nur ein einziges Teilungszentrum vorhanden ist, könnte scheinbar gegen die Annahme einer polyenergiden Natur sprechen. Doch dies ist nur Schein, denn auch die Kerne von *Trichonympha*, welche polyenergid sind, besitzen nur ein einziges Teilungszentrum.

Trotzdem heute keine Tatsachen, welche direkt für eine polyenergide Natur des *Noctiluca*-Kernes sprechen, vorliegen, kann die Vermutung nicht zurückgewiesen werden, daß die *Noctiluca*-Kerne Polykaryen sind. Die Kerne der Knospen oder Sporen sind wohl monoenergid und vielleicht müssen die Körper, welche wir als Nucleolen beschrieben haben, als einfache Sekundärkerne aufgefaßt werden.

Dadurch wären zwei oben festgestellte Tatsachen zugleich erklärt:

1. daß diese sog. Nucleolen während aller Teilungsphasen anwesend sind;

2. daß sie chemisch von den Chromatinkörnern nicht verschieden sind, während die Nucleolen höherer Pflanzen (Wurzelspitzen) nach denselben Fixiermitteln leicht eine andere Farbe als das Chromatin annehmen.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Durch die Anwendung verschiedener Fixiermittel erhalten wir bei *Noctiluca* sehr verschiedene Bilder der Kernschnitte. Jede Flüssigkeit verursacht ihre eigentümlichen Artefakte.

2. Im lebenden Kerne findet sich ein achromatisches Gerüst von vermutlich alveolärem Bau mit chromatischen, scheinbaren Körnern. Bestimmte Fixiermittel reizen den Kerninhalt und veranlassen aktive Bewegungserscheinungen, durch welche im Kerne Höhlungen entstehen.

3. Die aufgefundenen Tatsachen stützen die Annahme, daß im Kerne das Chromatin und das Linin chemisch nicht verschieden sind. Die scheinbaren Chromatinkörner sind nur die Knotenpunkte des alveolären Gerüstes. Die Färbungsunterschiede beruhen nur auf einer örtlich dichteren Struktur. Es ist berechtigt, diese einheitliche Substanz mit einem einzigen Namen, z. B. Karyotin, zu belegen.

4. Im Kerne befinden sich sehr viele kleine runde oder längliche Körper, welche wir vielleicht mit Doflein als Nucleolen betrachten dürfen. Die basichromatischen Karyosomen von Calkins und die Prophasechromosomen von Ishikawa sind nur Gruppen solcher Nucleolen.

5. Die Nucleolen im *Noctiluca*-Kerne sind chemisch nicht vom Karyotin verschieden, was für die Nucleolen höherer Pflanzen vielleicht nicht zutrifft.

6. Der Ruhekern von *Noctiluca* enthält ein großes Centrosom, welches sich teilt, ehe die Kernteilung stattfindet. Ich bin geneigt der Meinung Calkins', daß die Hälften des Centrosoms in die Sphäre hinübertreten, beizustimmen.

7. Die Kernwand gehört zum Protoplasma und ist vermutlich ein Tonoplast.

8. Die lokomotorischen Kräfte der Kernteilung befinden sich nicht ausschließlich in der Sphäre oder im Centrosom, sondern überall

in der lebenden Substanz, insbesondere sind es die Alveolen des Kerngerüstes, welche die Kernteilung veranlassen.

9. Vegetative Teilung und Kopulation bestehen beide im Lebenskreise von *Noctiluca*. Teilungs- und Kopulationszustände kann man mit Gewißheit voneinander unterscheiden.

10. Individuen verschiedener Größe teilen sich; immer entstehen dabei zwei kleinere ebenfalls tentakelführende Noctiluken.

11. Bei der Kopulation verschmelzen auch die Kerne. Eine durch Kopulation entstandene *Noctiluca* befindet sich deshalb nach dem Protoplasma und nach dem Kerne im diploiden Zustande.

12. Individuen jeder Größe kopulieren, jedoch findet man immer zwei gleichgroße Noctiluken in Kopulation.

13. Die Sporulation findet vermittels wiederholter Sphäre- und Kernteilungen statt. Die Teilungen vollziehen sich unter natürlichen Umständen bald gleichzeitig, bald ungleichzeitig. Die Knospen verwandeln sich vermutlich geradezu in junge Noctiluken.

14. Bei der Kernteilung teilt sich gewöhnlich erst die Sphäre. Im Kerne entstehen keine Chromosome, die Knotenpunkte des alveolären Gerüstes ordnen sich in Längsreihen, welche untereinander in Zusammenhang bleiben. In allen Teilungsstadien finden sich immer die sog. Nucleolen.

15. Neben dem Ruhekerne befindet sich keine Sphäre. Diese entsteht vor der Teilung durch eine Plasmakontraktion und erhält wahrscheinlich auch Substanzen aus dem Kerne.

16. Vermittels Messung vieler Individuen und der Berechnung einer Variationskurve ergibt sich, daß alle tentakelführenden Noctiluken einfachen Wert besitzen. Eine durch Kopulation entstandene doppelte *Noctiluca* kehrt nicht ohne weiteres in das vegetative Leben zurück.

17. Auf die Kopulation folgt keine Teilung, sondern es entsteht das tentakellose Stadium mit sternförmigem Protoplasma, welches wahrscheinlich nach einer Ruheperiode (Synapsis?) zur Knospung schreitet.

18. Ausstoßung von Richtungskörpern vor der Kopulation findet nicht statt. Auf Grund der Verwandtschaft der Dinoflagellaten und der Cystoflagellaten samt den cytologischen Untersuchungen verwandter Arten, welche längsspaltende Chromosomen besitzen, wird es vielleicht möglich sein den Zeitpunkt der Reduktion auch für *Noctiluca* festzustellen.

19. Durch den Vergleich mit der Zeit der Reduktion bei Chlorophyceen und Phytoflagellaten ist es wahrscheinlich, daß auch bei Dino-

und Cystoflagellaten die Kerne sich im haploiden Zustande befinden. Da sich in allen Gruppen des Pflanzen- und Tierreichs Präreduktion vorfindet, ist es wahrscheinlich, daß bei *Noctiluca* die Trennung der erblichen Eigenschaften bei der ersten der Sporulationsteilungen stattfindet.

20. Wenn man die Kerne der Dinoflagellaten als polyenergid betrachten muß, sind zweifellos auch die *Noctiluca*-Kerne polyenergider Natur.

Literaturverzeichnis.

I. Der Cystoflagellaten.[1])

Aurivillius (1893—'97): Vergleichende Tiergeographische Untersuchungen. Svenska Vet. Ak. Handl., Stockholm, Bd. 30, Nr. 3.

Browne (1904): Marine fauna Isles of Scilly. Journ. R. Inst. Cornwall, Truro, Vol. 16.

Bütschli (1889): Cystoflagellaten. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 1, Abt. 2, S. 1030—1097.

Calkins (1899): Mitosis in Noctiluca miliaris and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. Journ. of Morph., Vol. 15. Ref. Lauterborn im Zool. Zentralbl., Bd. 6.

Cienkowski (1871): Über Schwärmerbildung bei Noctiluca miliaris. Arch. f. Mikr. Anat., Bd. 7.

— (1873): Über Noctiluca miliaris. Ibid., Bd. 9.

Doflein (1900): Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 14. Vorläuf. Mitt. in Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 15, Heft 3. Ref. im Journ. R. Micr. Soc., London, 1901.

Emmerling (1909): Hydrolyse der Meeresleuchtinfusorien der Nordsee. Biochem. Zeitschr., Bd. 18.

Fauré-Frémiet (1910): Le tentacle de la Noctiluca miliaris. Bul. Soc. Zool., Paris, T. 35.

Goethart und Heinsius (1892): Biologie van Noctiluca miliaris. Staatscourant 1892. Ref. im Verslag Zool. Station Helder 1892.

Hertwig, R. (1877): Über Leptodiscus medusoides. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11.

Ishikawa (1891): Vorläufige Mitteilung über die Conjugationserscheinungen bei Noctiluca. Zool. Anz., Bd. 14.

— (1894): Noctiluca miliaris. Division and spore-formation. Journ. Coll. of Science, Tokyo, Vol. 6. Kurze Mitteilung in Ber. Natf. Ges., Freiburg, Bd. 8. Ref. im Biol. Centralbl., Bd. 14 und im Journ. R. Micr. Soc., London, 1894, p. 464 und 693.

---

[1]) Vollständig nach 1889. Die ältere *Noctiluca*-Literatur findet man in Bütschli (1889), S. 1038—39.

Ishikawa (1899): Further observations on the nuclear division of Noctiluca. Journ. Coll. of Science, Tokyo, Vol. 12. Ref. Lauterborn im Zool. Zentralbl. Bd. 6.
Kofoid (1905): Craspedotella, a new genus of the Cystoflagellaten, an example of convergence. Bul. Mus. Comp. Zool., Harward Coll., Cambridge Mass., Vol. 46.
Lo Bianco (1903): Agrosphaera pellucida in: Le pesche abissali eseguite da F. A. Krupp col Yacht „Puritan". Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel, Vol. 16, p. 227.
Massart (1893): Sur l'irritabilité des Noctiluques. Bul. Sc. France et Belgique, Paris, T. 25. Ref. im Amer. Nat., Bd. 28.
Mingazzini (1904): Radiozoum lobatum. Ric. Lab. Anat., Roma, Vol. 10.
Plate (1888): Studien über Protozoen. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 3.
Pouchet (1890): Contribution à l'histoire des Noctiluques. Journ. Anat. Phys., Paris, T. 26.
Robin (1878): Recherches sur la reproduction gemmipare et fissipare des Noctiluques. Journ. Anat. Phys., Paris, T. 14.
Tempère (1898): La Noctiluque. Micrógr. prépar., T. 6.
Weitlauer (1902): Tagebuchnotizen eines Schiffsarztes über das Meeresleuchten. Verh. Zool. Bot. Ges., Wien, Bd. 56. Ref. im Journ., R. Micr. Soc., London, 1902.

II. Der zitierten Abhandlungen.

Allen (1905): Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 23.
Andrews (1887): Orienting objects in paraffine. Amer. Nat., Vol. 21.
Apstein (1910): Biologische Studie über Ceratium tripos subsalsa. Wiss. Meeresunters., Kiel, Bd. 12.
Berliner (1909): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk., Bd. 15.
Bonnet (1914): Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues. Progr. Rei Bot., Bd. 5, Heft 1.
Borgert (1900): Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, Teil I. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 14.
— (1909): Teil II. Arch. f. Protistenk., Bd. 14.
— (1910a): Kern und Zellteilung bei marinen Ceratiumarten. Arch. f. Protistenk., Bd. 20.
— (1910b): Eine neue Form der Mitose bei Protisten. Verh. des VIII. Int. Zool. Kongr., Graz.
Campbell (1888): The staining of living nuclei. Unters. Bot. Inst. Tübingen, Bd. 2.
Caullery (1910): Ellobiopsis Chattoni n. g. n. sp., parasite de Calanus Helgolandicus. Verh. des VIII. Int. Zool. Kongr., Graz und Bul. Sc. France et Belgique, Paris, T. 45.
Chagas (1909): Über eine neue Trypanosomiasis des Menschen. Mem. Inst. Osw. Cruz, Bd. 1
Chamberlain (1905): Methods in Plant Histology, Chicago.
Dangeard (1892): La nutrition animale des Péridinées. Le Botaniste, T. 3.
Densmore (1908): The origin, structure and function of the polar caps in Smilacina amplexicaulis. Univ. of Cal. Publ. in Botany, Vol. 3, No. 2.
Doflein (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde, 4. Aufl., Jena.

Dogiel (1906): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 18.

Entz (1909): Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Math. Naturw. Ber. Ungarn, Bd. 25.

Fischer (1899): Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena.

Foà (1904): Processo di divisione delle Triconimfe. Atti Acc. Lincei, Roma, Serie 5 Vol. 13, Fasc. 12.

Gran (1908): Diatomeen. Nordisches Plankton, Brandt und Apstein, Bot. Teil XIX, Kiel und Leipzig.

— (1912): Publications de Circonstance, No. 62. Cons. Perm. Int. pour l'exploration de la Mer.

Grégoire (1907): Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'héridité mendélienne. Les chromosomes, individualité, réduction, structure. Ann. Soc. roy. zool. malac., Bruxelles, T. 42.

— (1910): Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes, II. La Cellule. T. 26.

Grégoire et Berghs (1904): La figure achromatique dans Pellia epiphylla. La Cellule, Bd. 21.

Haase (1910): Euglena sanguinea. Arch. f. Protistenk., Bd. 20.

Hartmann (1908): Entamoeba tetragena. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg., Bd. 12, Beih. 5.

— (1909): Polyenergide Kerne. Biol. Zentralbl., Bd. 29.

— (1910): Entamoeba testudinis n. sp. Mem. Inst. Osw. Cruz, Vol. 2, Fasc. 1.

— (1911): Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena, Fischer.

— (1915): Microbiologie. Kultur der Gegenwart. Teil III, Abt. 4, Bd. 1.

Hartmann und Chagas (1910): Flagellatenstudien. Mem. Inst. Osw. Cruz, Bd. 2, Fasc. 1.

Hartmann und Hammer (1909): Untersuchungen über die Fortpflanzung der Radiolarien. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin.

Heincke und Ehrenbaum (1900): Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. II. Die Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Methodik der Eimessungen. Wiss. Meeresunters., Bd. 3.

O. Hertwig (1912): Allgemeine Biologie, 4. Aufl. Jena, Fischer.

R. Hertwig (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. Bayr. Akad. Wiss.. München.

Jollos (1909): Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata. Arch. f. Protistenk., Bd. 19.

— (1910): Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protistenk., Bd. 19.

Karsten (1909): Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis. Flora, Bd. 99.

— (1912): Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von Surirella saxonica. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4.

Keuten (1895): Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 60.

Keysselitz (1908a): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. Arch. f. Protistenk., Bd. 11.

— (1908b): Studien über Protozoen. Ibid.

Kite and Chambers (1912): Vital staining of chromosomes and the function and structure of the nucleus.. Science, N. S., Vol. 36.

KLEBAHN (1896): Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 29.

KLEBS (1912): Über flagellaten- und algenähnliche Peridineen. Verh. naturh. Med. Verein, Heidelberg, N. F., Bd. 11.

KURSSANOW (1911): Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema. Flora, Bd. 104.

LAUTERBORN (1895): Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 59.

— (1896): Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen, Leipzig.

LEE und MAYER (1910): Grundzüge der mikroskopischen Technik, 4. Aufl., Berlin, FRIEDLÄNDER.

LEWITZKY (1910): Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 28.

LIST (1896): Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 12.

LO BIANCO (1890): Metodi usati nella Stazione Zoologica per la conservazione degli animali marini. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 9.

LOMAN (1917): Beiträge zur Anatomie und Biologie der Pantopoden. Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vereen (2), Bd. 16.

LUNDEGÅRDH (1913): Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. f. Zellf., Bd. 9.

MACALLUM (1912): Die Methoden der biologischen Microchemie. ABDERHALDEN's Handbuch. Bioch. Arb. Meth., Bd. 5, Teil 2.

MERTON (1908): Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina Illinoisensis. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 90.

MONTGOMERY (1899): Comparative cytological studies. Journ. of Morph., Vol. 15.

NÄGLER (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk., Bd. 15.

v. NEUENSTEIN (1914): Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Arch. f. Zellf., Bd. 13.

OSTENFELD (1909): Notes on the Phytoplankton of Victoria Nyanza. Bul. Mus. Comp. Zool., Harv. Coll., Cambridge Mass., Vol. 52, No. 10.

PROWAZEK (1904a): Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. Kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. 20.

— (1904b): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ibid.. Bd. 21.

— (1909): Bemerkungen zu einer Theorie der Cytomorphen. Zool. Anz., Bd. 34.

REUTER (1909): Merokinesis, ein neuer Kernteilungsmodus. Acta Soc. Sc. Fennicae, Helsingfors, Vol. 37, Nr. 7.

ROSENBUSCH (1909): Trypanosomenstudien. Arch. f. Protistenk., Bd. 15.

SCHILLING (1891): Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 9.

SELENKA (1885): Zur Paraffineinbettung. Zool. Anz.. Bd. 8.

SIEDLECKI (1905): Über die Bedeutung des Caryosoms. Bul. Acad., Sc., Krakau, 1905.

STEIN (1883): Der Organismus der Infusionstiere. III. Abt., II. Hälfte. Leipzig.

STOMPS (1910): Kerndeeling en synapsis bij Spinacia oleracea. Amsterdam, Portielje.

Strasburger (1902): Das Botanische Praktikum, 4. Aufl. Jena, Fischer.
— (1907): Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. Rei Bot., Bd. 1.
Tellyesniczky (1898): Über den Bau des Eidechsenhodens. Math. Naturw. Ber. Ungarn, Bd. 13, und Arch. f. Micr. Anat., Bd. 52.
Tischler (1916): Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreich. Progr. Rei Bot., Bd. 5, Heft 2.
Tröndle (1911): Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3.
Williams (1904): Studies in the Dictyotaceae. Ann. of Bot.. Vol. 18.
v. Wisselingh (1913): Die Kernteilung bei Eunotia major. Flora, Bd. 105.
Yamanouchi (1906): The life history of Polysiphonia violacea. Bot. Gaz., Vol. 42.
— (1909a): Mitosis in Fucus. Ibid, Vol. 47.
— (1909b): Cytology of Cutleria and Aglaozonia. Ibid., Vol. 48.
Zacharias (1899): Über Pseudopodienbildung bei einem Dinoflagellaten. Forsch. Ber. Biol. Stat. Plön, Bd. 7.
Zederbauer (1904): Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ceratium hirundinella. Ber. D. Bot. Ges., Bd. 22.
Zülzer (1909): Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis. Arch. f. Protistenk., Bd. 17.

Tafelerklärung.

Die Fig. 1—7 sind 70× vergrößert, die Fig. 8 300×, die Fig. 9—19 1000×, die Fig. 20—25 700× und die Fig. 26—29 2000×.

Die Fig. 9—29 sind angefertigt mit der 2 m M-Apochromat-Ölimmersion von Zeiss, N. A. 1,40 und den Kompensationsokularen 4 und 12.

Abkürzungen.

a = Achromatische Scheinfäden des Kerngerüstes.
ach = Achromatisches Gerüst.
c = Centrosom.
ca = Karyosom.
ch = Scheinbare Chromatinkörner.
d = Eindrücke in der Leibeswand.
g = Scheinbare Löcher in der Leibeswand.
h = Heller Hof um die Nucleolen.
k = Kern.
l = Achromatische Fäden, mit welchen das Gerüst mit den Nucleolen und der Kernwand in Zusammenhang bleibt.
lr = Die in Längsreihen angeordneten Chromatinkörner.
m = Um das Cytostom gelegenes Protoplasma.
n = Nucleolen.
pr = Protoplasma.
r = Nahrungsreste.

rs = Reste des Cytostoms.
rst = Reste des Staborganes.
s = Cytostoma.
sf = Sphäre.
sp = Teilungsspindel.
st = Staborgan.
t = Zahn.
te = Tentakel.
v = Nahrungsvacuole.

Tafel 15.

Fig. 1. Tentakelführende *Noctiluca.* Starke FLEMMING'sche Lösung mit gleicher Menge Meereswasser, 1 Tag.

Fig. 2. *Noctiluca* mit kurzem Tentakel, gerade aus einer Teilung entstanden. Dieselbe Fixierung.

Fig. 3. Tentakellose *Noctiluca*, Vorbereitung zur Teilung. Dieselbe Fixierung.

Fig. 4. Sich teilende *Noctiluca*, der Kern hat sich schon geteilt. TELLYESNICZKI's Gemisch, 2 Tage; MAYER's Karmalaun.

Fig. 5. Zwei Noctiluken in Kopulation. Lebendig.

Fig. 6. Kugelrundes Exemplar mit sternförmigem Protoplasma, ohne Cytostomrest. Lebendig.

Fig. 7. Sporulation, 8 Kerne teilen sich in 16. Die Längsstreifung der Spindeln ist wegen der Reproduktion zu scharf eingezeichnet, 2 % Osmiumsäure.

Fig. 8. Frontalschnitt einer tentakelführenden *Noctiluca.* TELLYESNICZKY's Gemisch, 2 Tage; Karmalaun; 10 μ. Die sehr dünne Leibeswand ($^1/_3$—$^1/_5$ μ) fällt in den Präparaten gewöhnlich um, sie ist hier mit einer einfachen Linie gezeichnet.

Fig. 9. Längsschnitt durch einen sich teilenden Kern. Alkoholeisessig, 3 Stunden; HEIDENHAIN's Hämatoxylin; $7^1/_2$ μ. Da die Schnittrichtung nicht genau parallel der Achse der Spindel war, liegt der zweite Spindelpol zwei Schnitte weiter.

Tafel 16.

Die Fig. 10—25 bilden Kernschnitte ab, welche auf verschiedene Weisen fixiert worden sind.

Fig. 10. Kernschnitt. 3 % Sublimat und 5 % Essigsäure in Alkohol von 50 %, 1 Stunde; Karmalaun; 10 μ.

Fig. 11. Kernschnitt. Gesättigte Sublimatlösung mit Meereswasser im Verhältnisse 3 : 1, 2 Tage; Karmalaun; 5 μ. Einer geringen Kontraktion zufolge ist das chromatische Gerüst am Umkreis ein wenig dichter als in der Mitte. In diesem Schnitte findet sich ein Centrosom, das deutlich verschieden ist von den Nucleolen.

Fig. 12. Kernschnitt. Alkoholeisessig, 3 Stunden; HEIDENHAIN's Hämatoxylin; $7^1/_2$ μ. Das chromatische Gerüst ist an der linken Seite ein wenig dichter als an der rechten. Das Centrosom hebt sich schwarz vom bleichen Kerninhalt ab.

Fig. 13. Kernschnitt. Formolsublimat von 35° C, 10 Minuten, abgekühlt noch $3^1/_2$ Stunden; Karmalaun; 10 μ. Dieser Kern zeigt die Karyosomen von CALKINS.

Fig. 14. Kernschnitt. Gesättigte Sublimatlösung von 35° C., 10 Minuten, abgekühlt noch $^1/_2$ Stunde; Karmalaun; 10 μ. Dieser Kern zeigt das Auseinanderfallen der Caryosomen von Calkins.

Fig. 15. Kernschnitt. Pikrinessigsäure mit Meereswasser im Verhältnis 1:1, 2 Stunden; Heidenhain's Hämatoxylin; 10 μ. Heller Hof um die Nucleolen.

Fig. 16. Kernschnitt. Alkoholeisessig, 3 Stunden; Heidenhain's Hämatoxylin; 10 μ. Das Chromatin hat sich zur linken Seite zurückgezogen.

Fig. 17. Kernschnitt. 1% Essigsäure gefügt zur gleichen Menge Meereswasser, 2 Stunden; Karmalaun; 10 μ. Kerntypus nach Cienkowsky, Wirkung schwacher Essigsäure.

Fig. 18. Kernschnitt. Kaliumbichromat und Natriumsulfat, 3 Tage; Karmalaun; 5 μ. Wirkung des Müller'schen Gemisches.

Fig. 19. Kernschnitt. Siedendes Meereswasser nach einigen Minuten abgekühlt; Karmalaun; 5 μ. Wirkung siedender Fixiermittel.

Fig. 20. Kernschnitt. Absoluter Alkohol von 35° C.; Karmalaun; 10 μ. Wirkung von Alkohol.

Fig. 21. Kernschnitt. 4% Formol, 2 Tage; Karmalaun; 10 μ. Wirkung von Formol.

Fig. 22. Kernschnitt. Pikrinsäure-Formol-Chloroform, 2 Tage; Boraxkarmin; $7^1/_2$ μ. Wirkung von Gilson's Gemisch.

Fig. 23. Kernschnitt. Schwache Flemming'sche Lösung mit 0,6% Essigsäure, gefügt bei der gleichen Menge Meereswasser, $1^1/_2$ Stunde; Karmalaun; 10 μ. Wirkung schwacher Flemming'scher Lösung.

Fig. 24. Kernschnitt. Jod-Meereswasser, 1 Tag; Karmalaun; 5 μ. Wirkung von Jod.

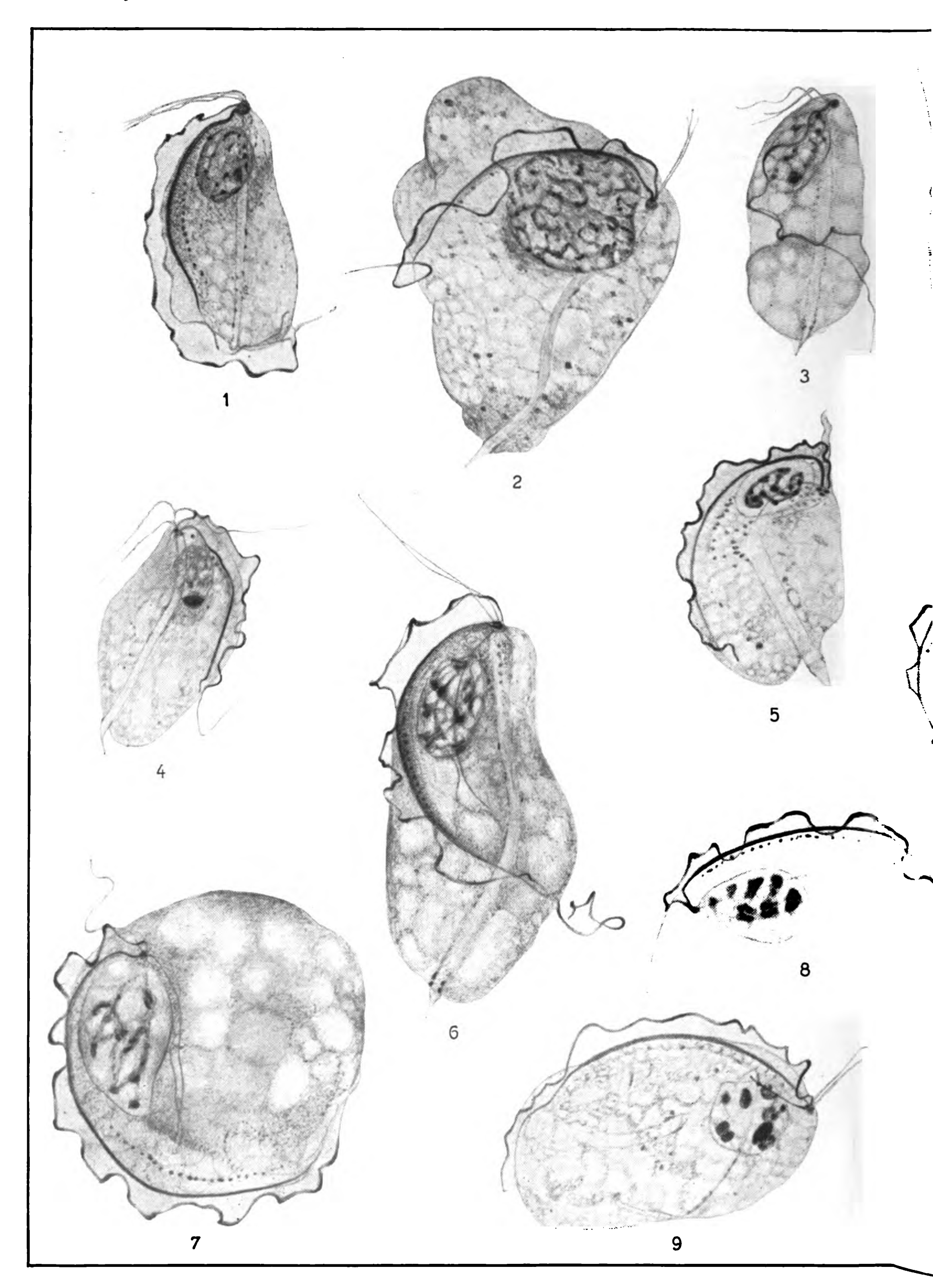
Fig. 25. Kernschnitt. Gesättigte Sublimatlösung von 70° C., 5 Minuten; Heidenhain's Hämatoxylin; 10 μ. Der Kern zeigt die angeschwollenen Scheinchromosomen von Ishikawa.

Fig. 26. Teil eines Kernschnittes bei starker Vergrößerung. Pikrinessigsäure beim Meereswasser im Verhältnisse 2:1, 1 Tag; Karmalaun; 10 μ. Zwei Nucleolen in einem hellen Hof. Die Kernwand geht in das Protoplasma über.

Fig. 27. Teil eines Kernschnittes bei starker Vergrößerung. Juel's Gemisch, 1 Tag; Karmalaun; $7^1/_2$ μ. Ein Karyosom Calkins, welches deutlich aus einigen Nucleolen besteht. Die achromatischen Fäden sind wegen der Reproduk, tion zu dunkel gezeichnet.

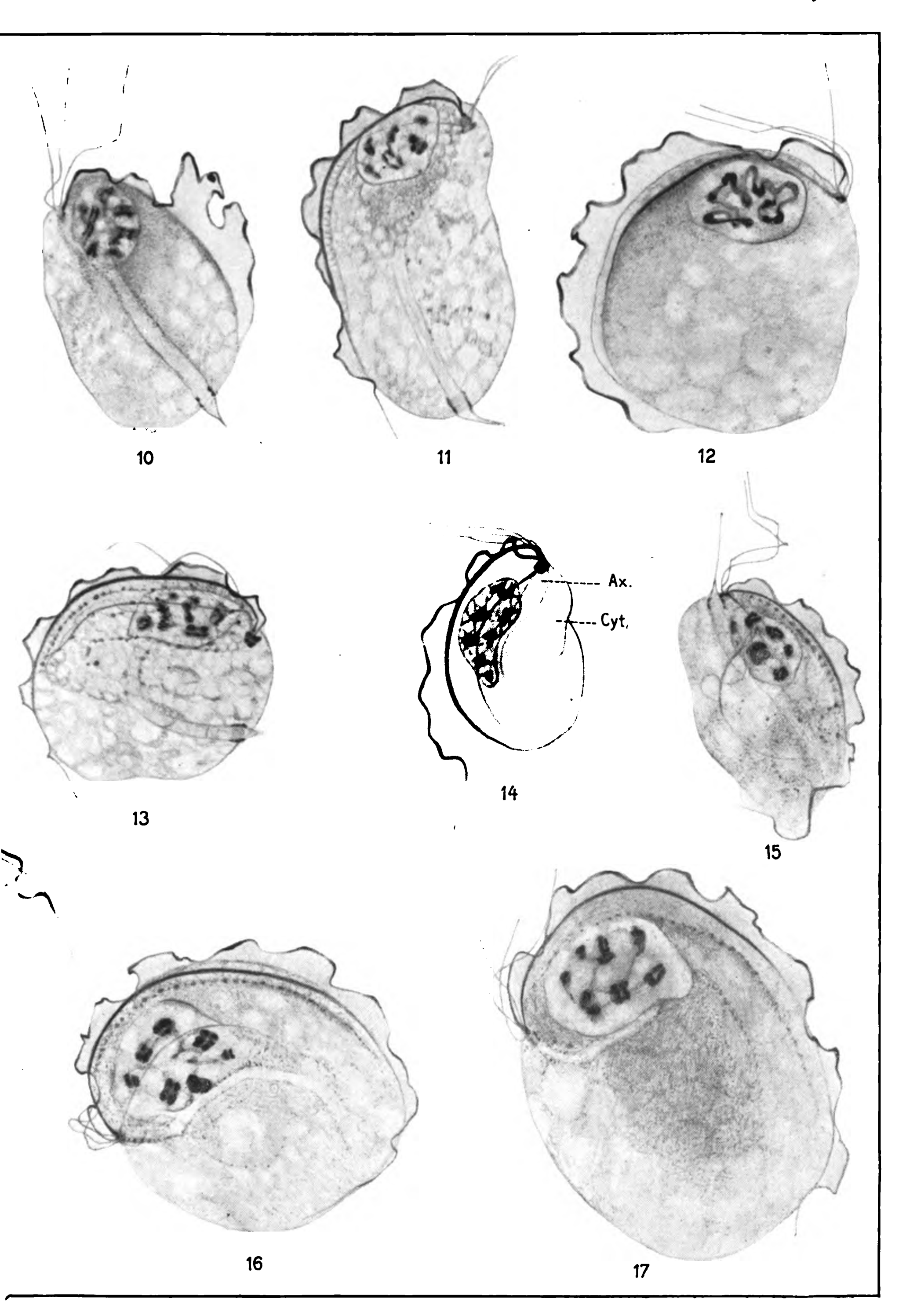
Fig. 28. Teil eines Kernschnittes bei starker Vergrößerung. Alkoholeisessig 3 Stunden; Heidenhain's Hämatoxylin; 10 μ. Teilung des Centrosoms.

Fig. 29. Teil des in der Fig. 10 abgebildeten Kernschnittes bei starker Vergrößerung. Nucleolengruppe an der Kernwand und optische Querschnitte der Alveolenwände. Da die Zeichnung bei feststehendem Tubus angefertigt wurde, sind nur wenige scheinbare Fäden und Chromatinkörner eingezeichnet worden.

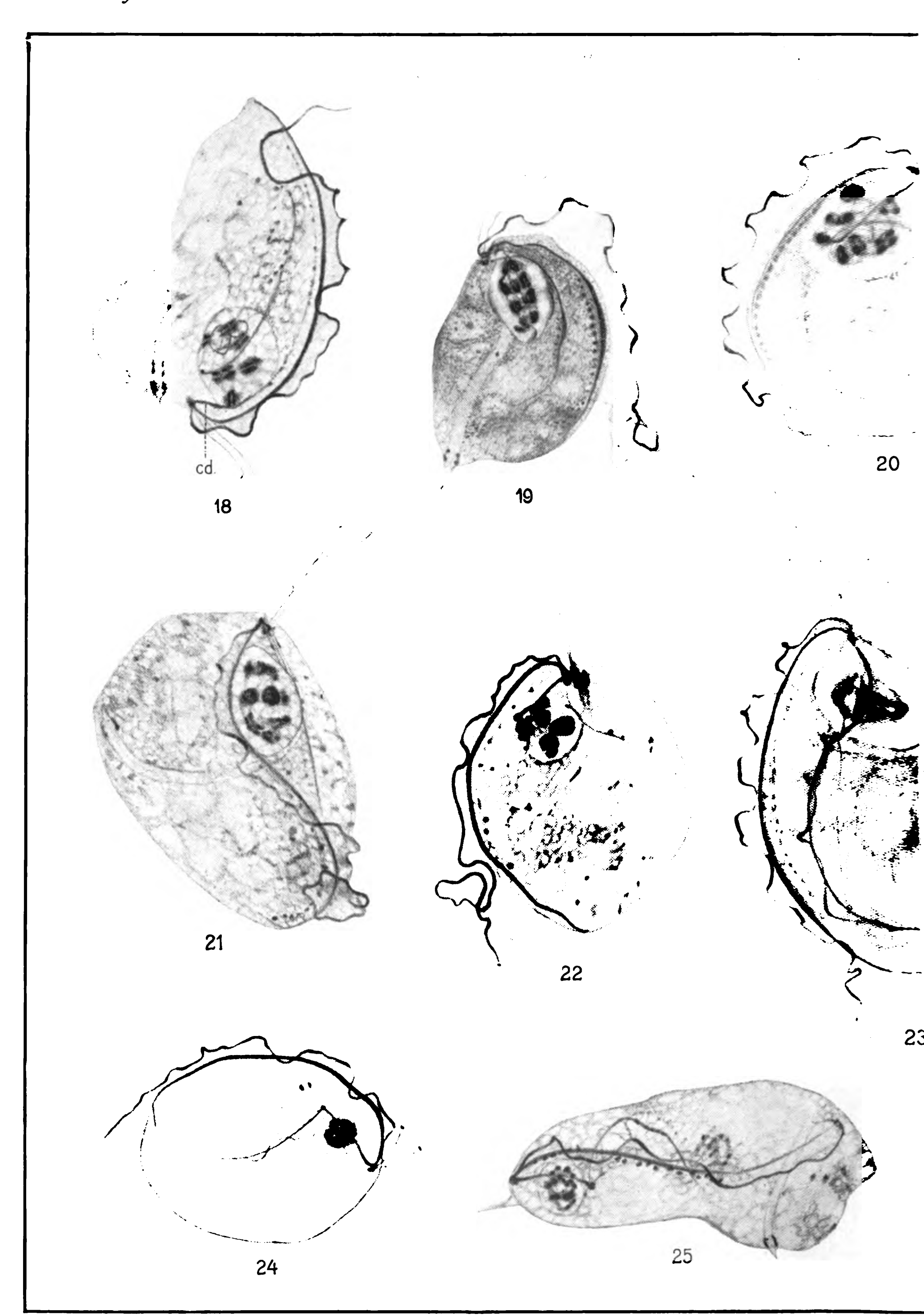


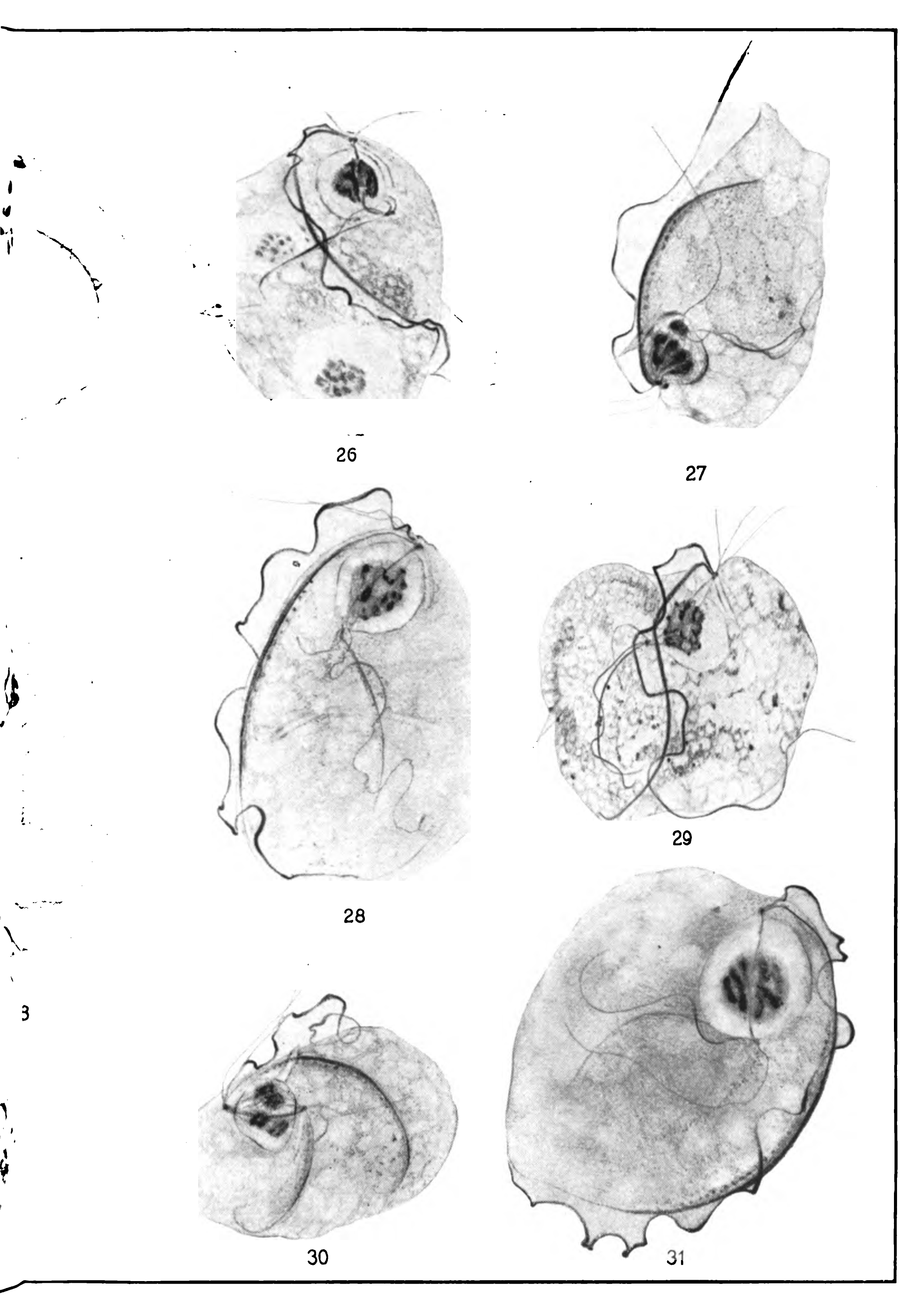
Kuczynski.

Verlag von Gustav Fis

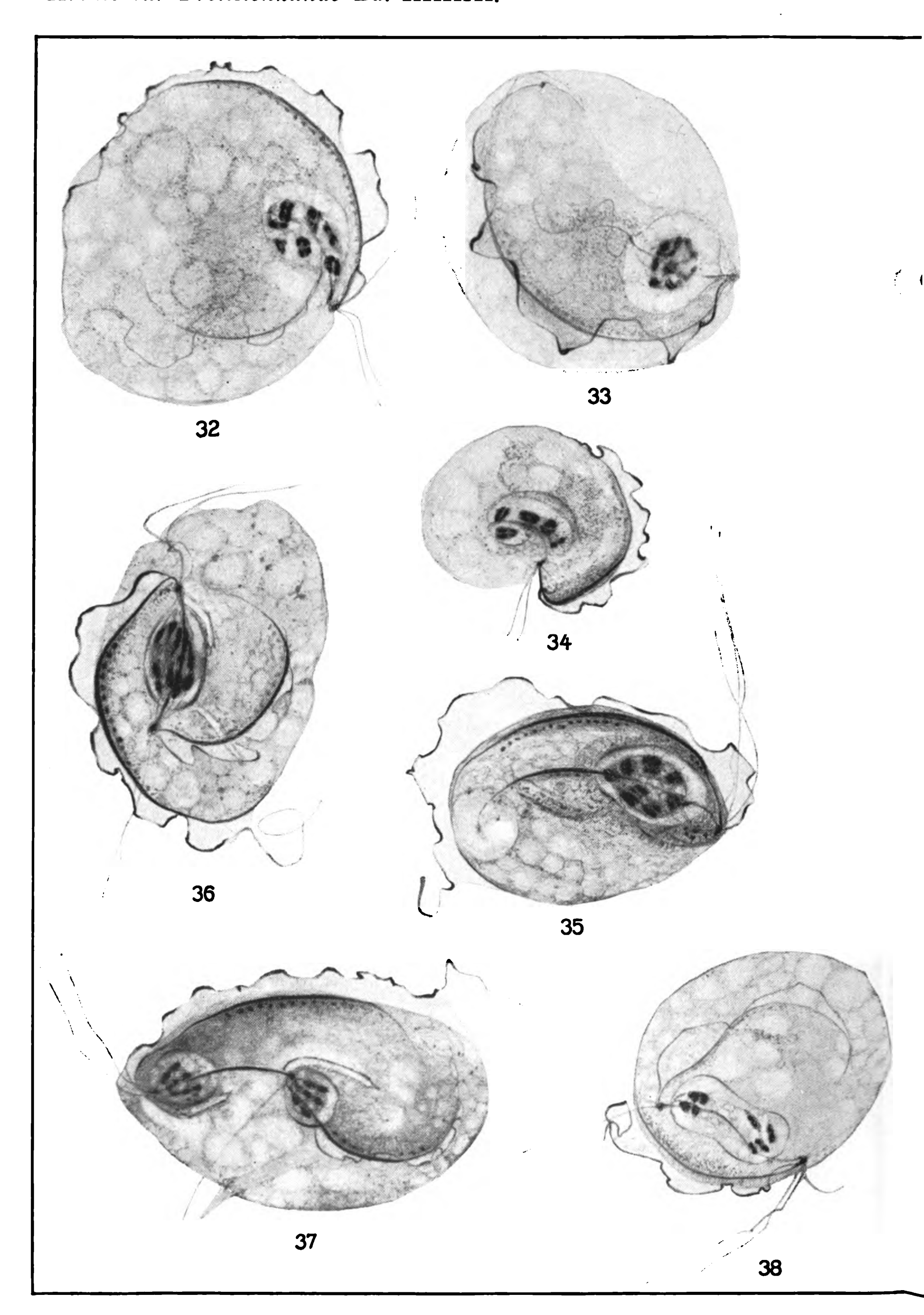


Fischer in Jena.


cd.
18
19
20
21
22
23
24
25

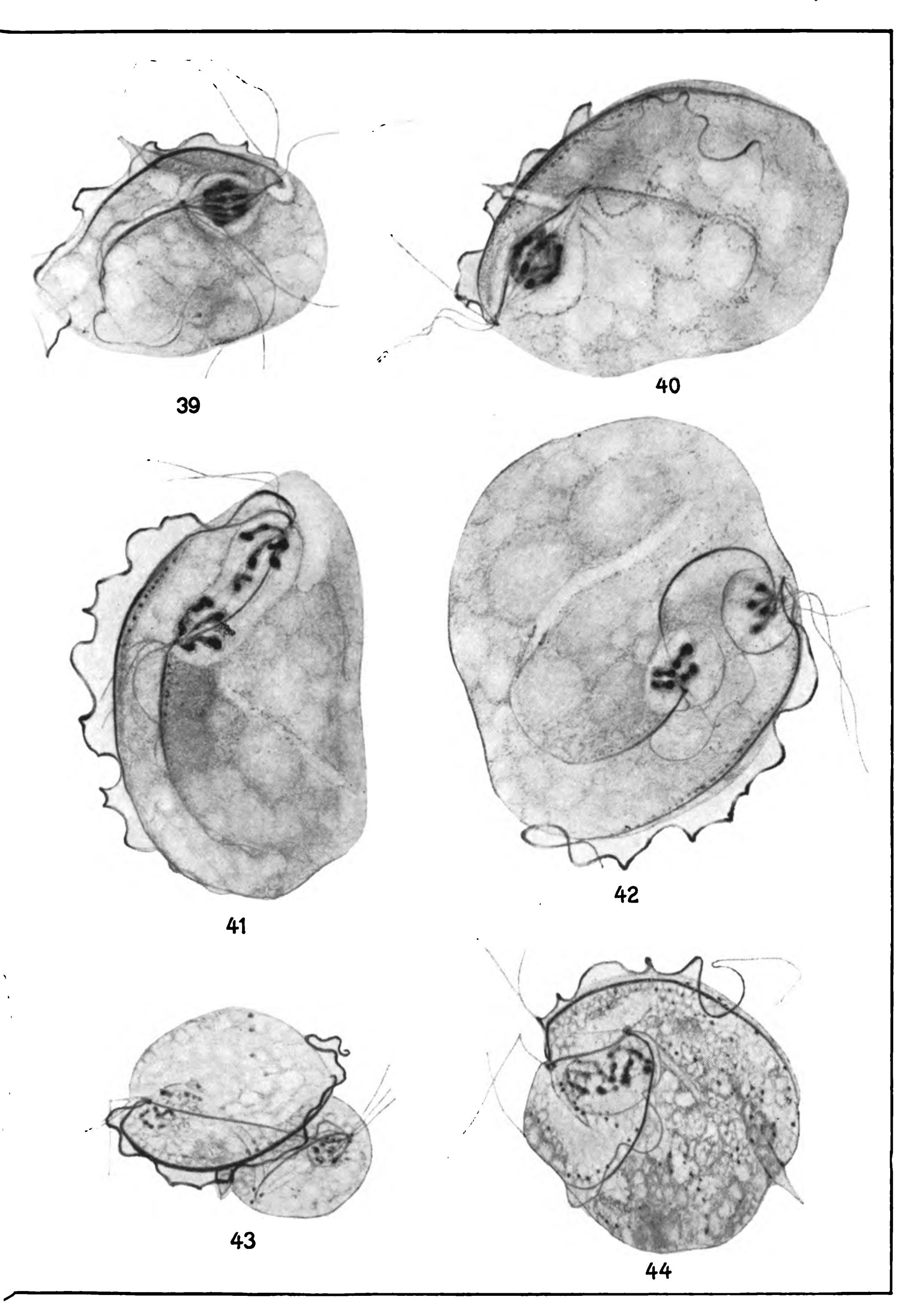


Gustav Fischer in Jena.

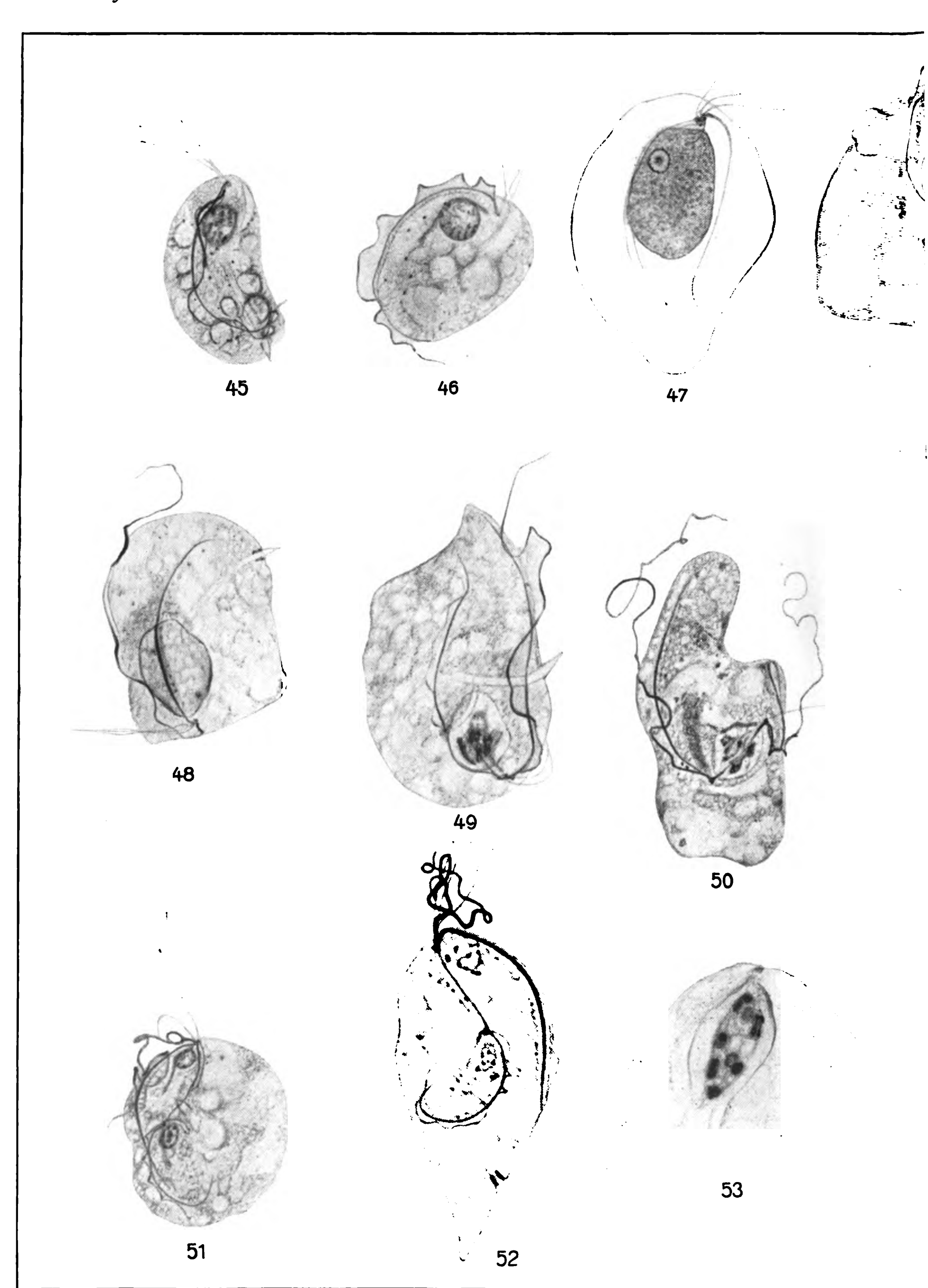


Kuczynski.

Verlag von Gustav F

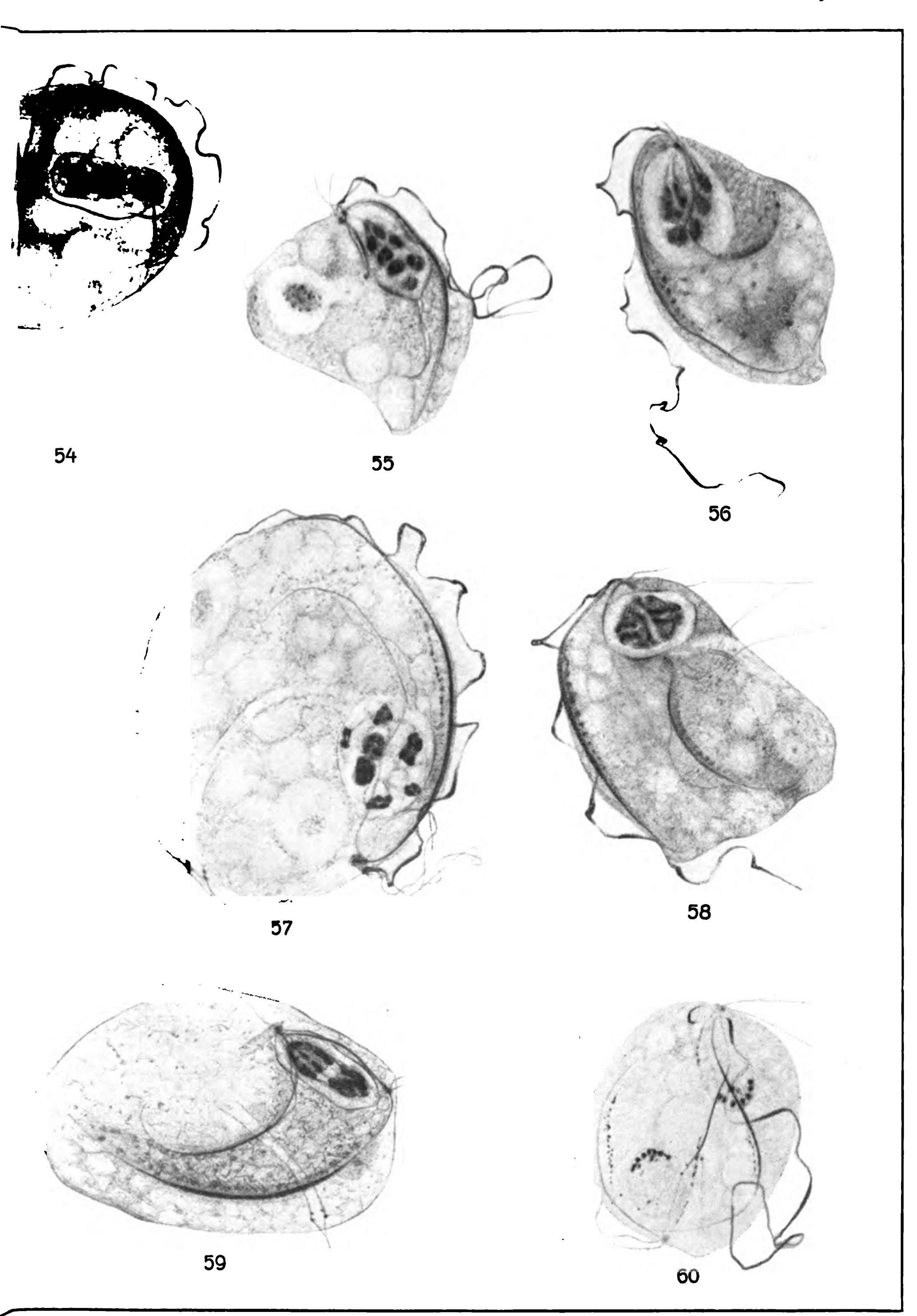


Fischer in Jena.

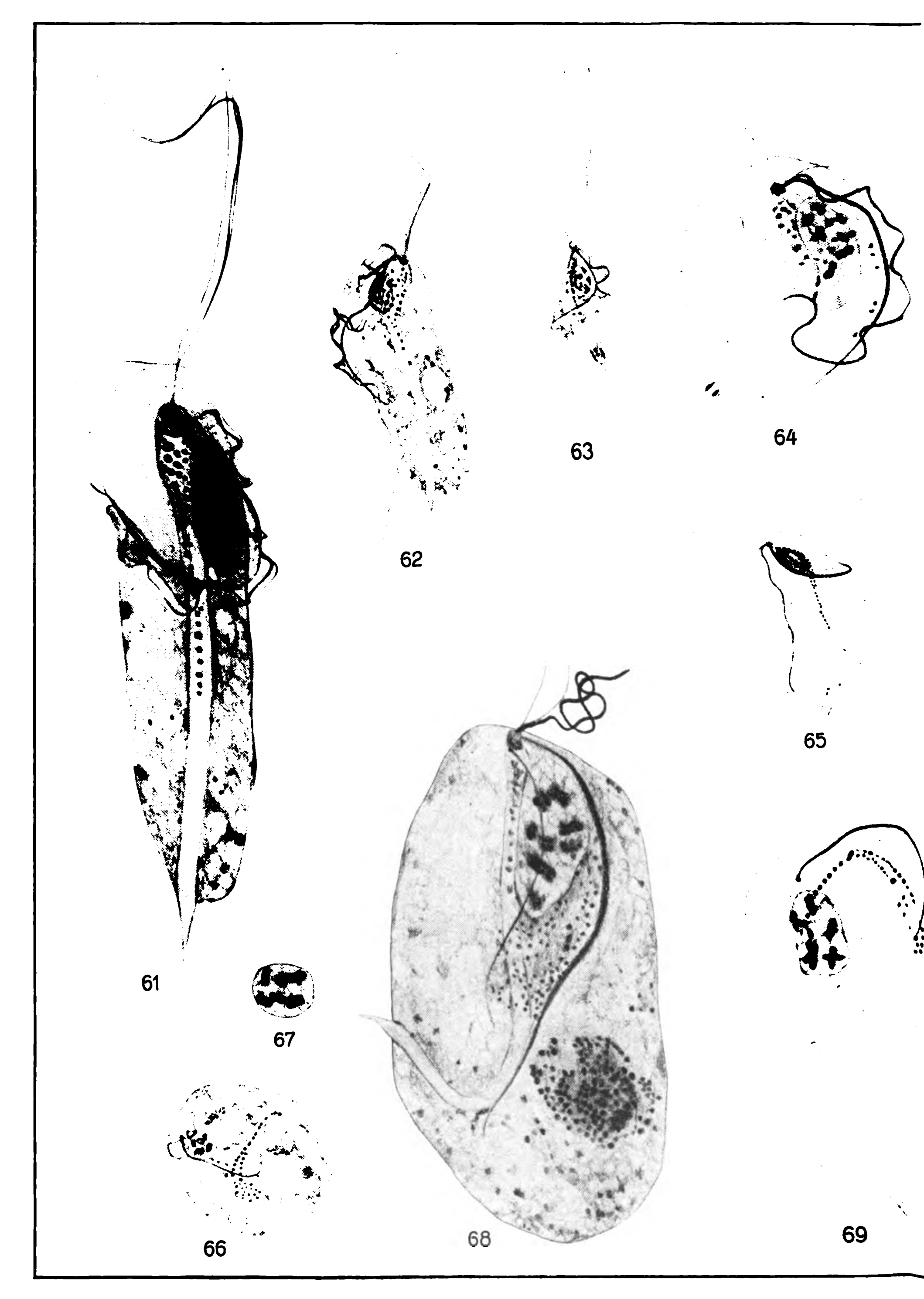


Kuczynski.

Verlag von **Gustav F**

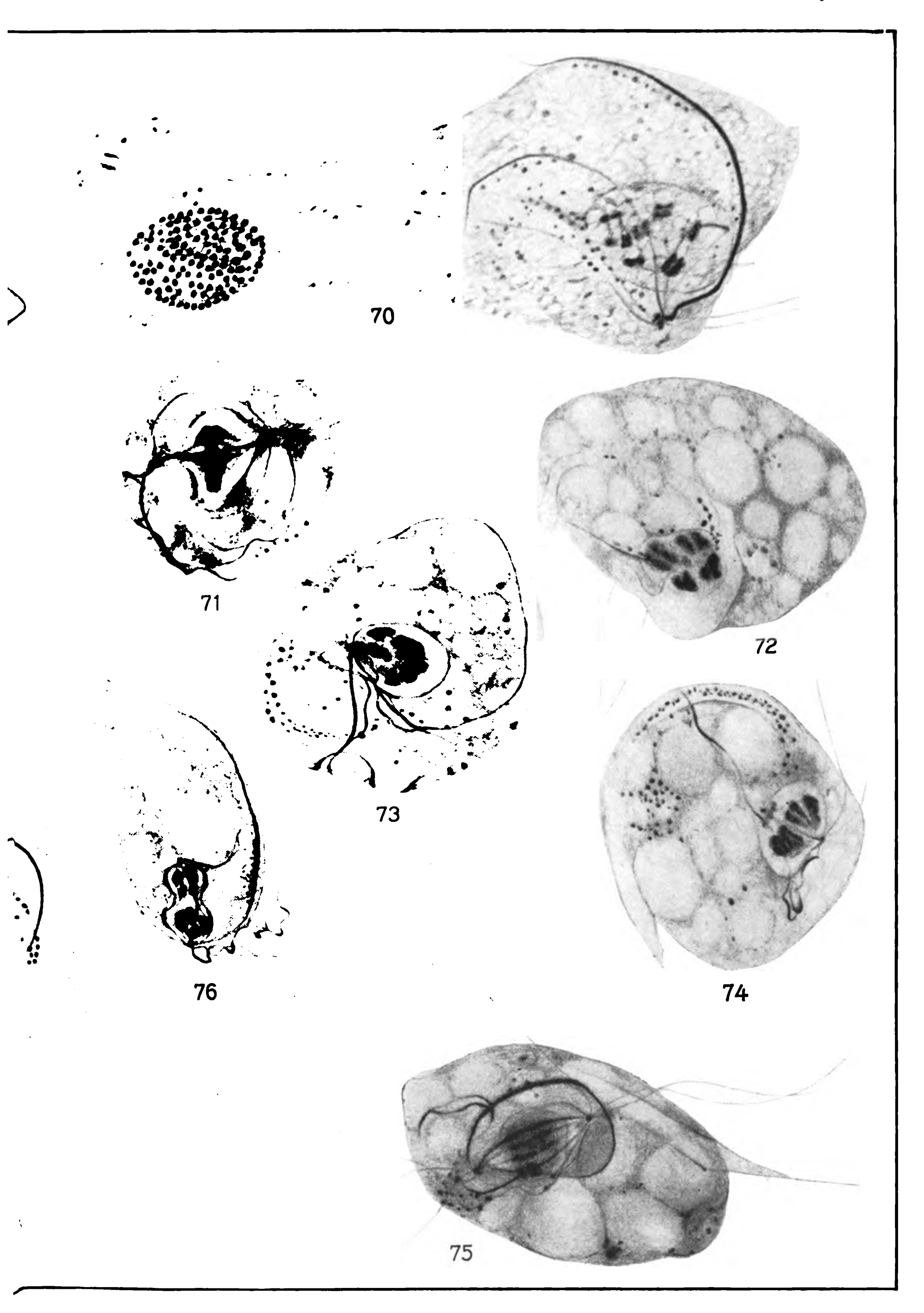


...av **Fischer in Jena.**

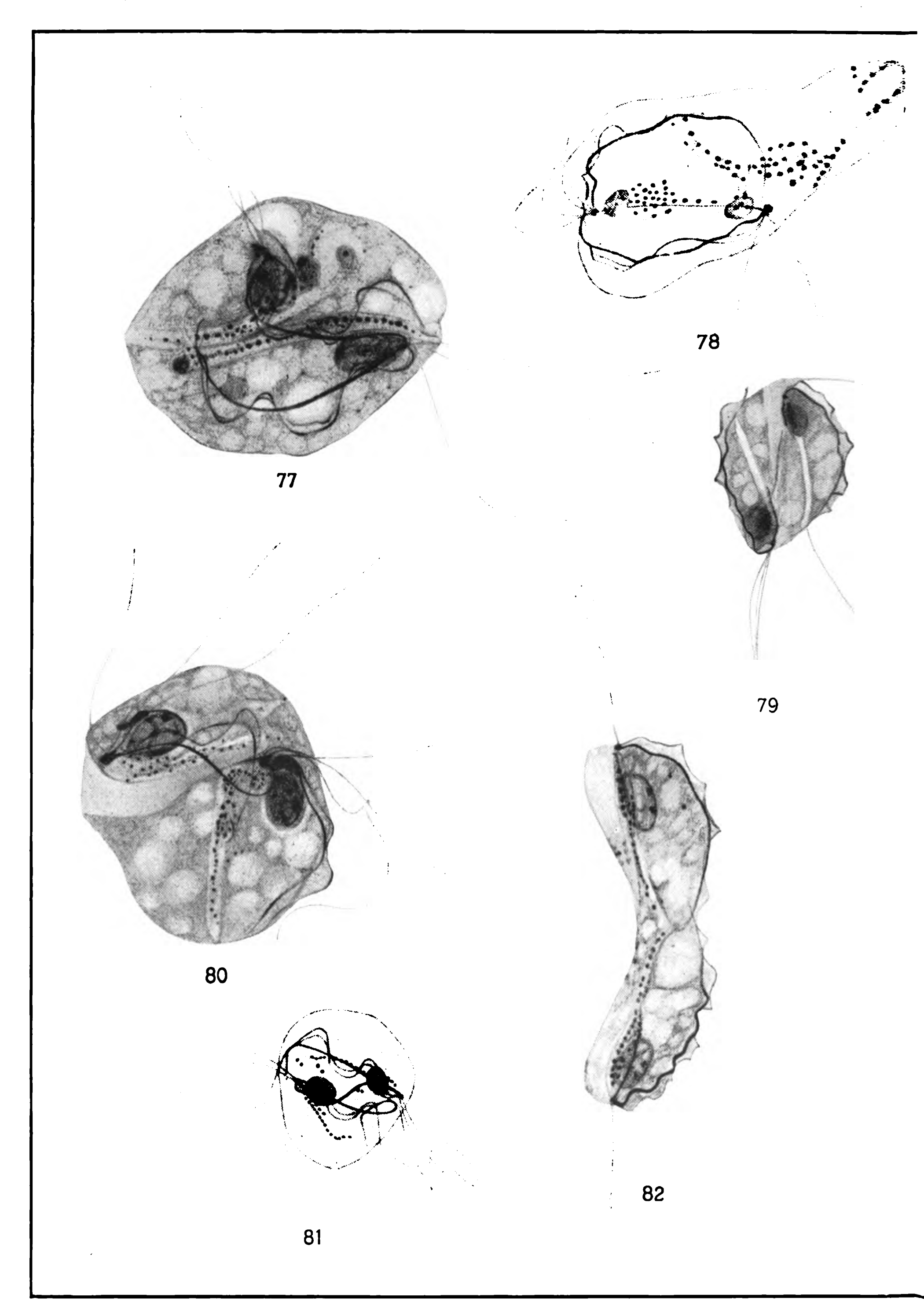


Kuczynski.

Verlag von Gustav

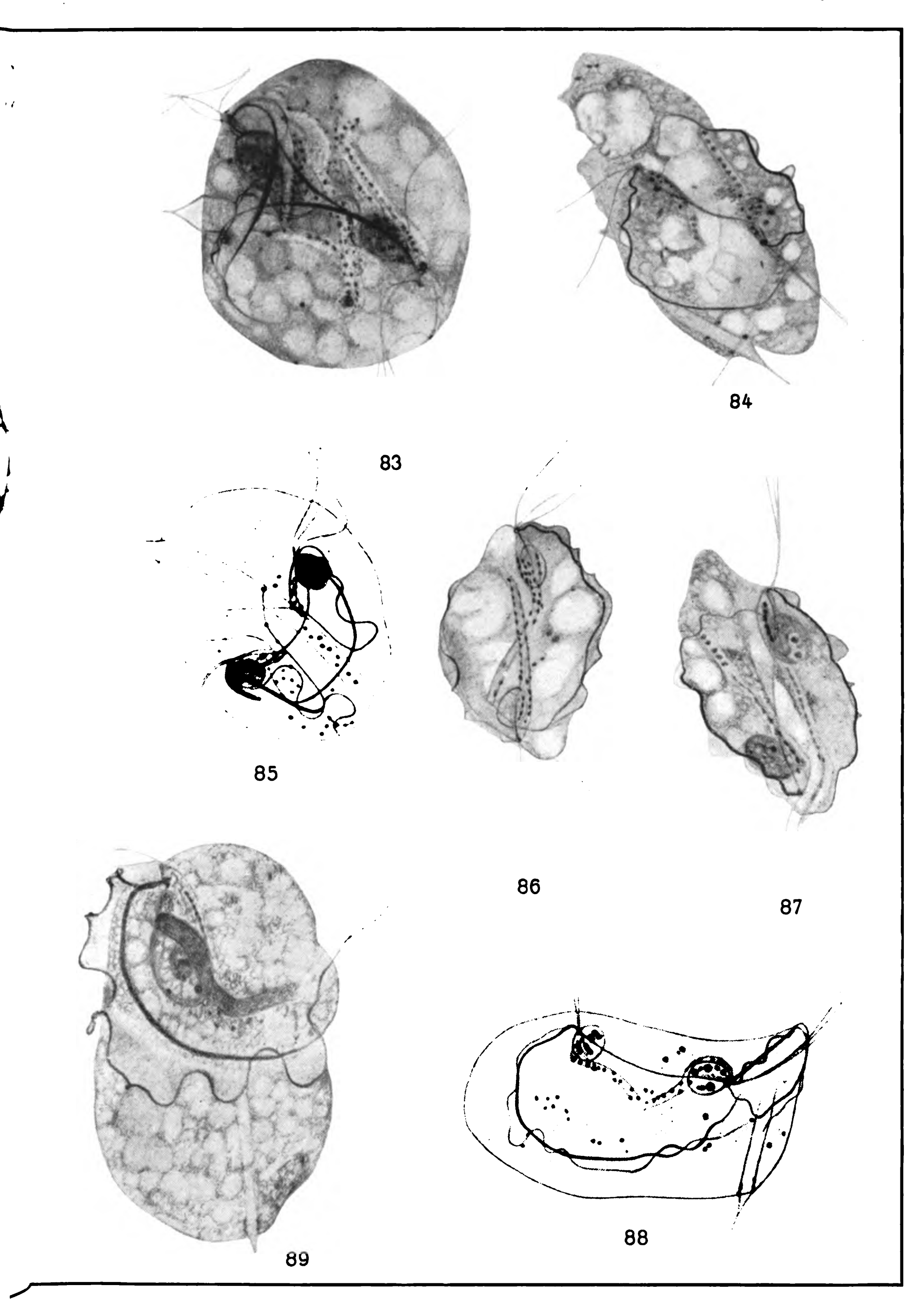


v Fischer in Jena.

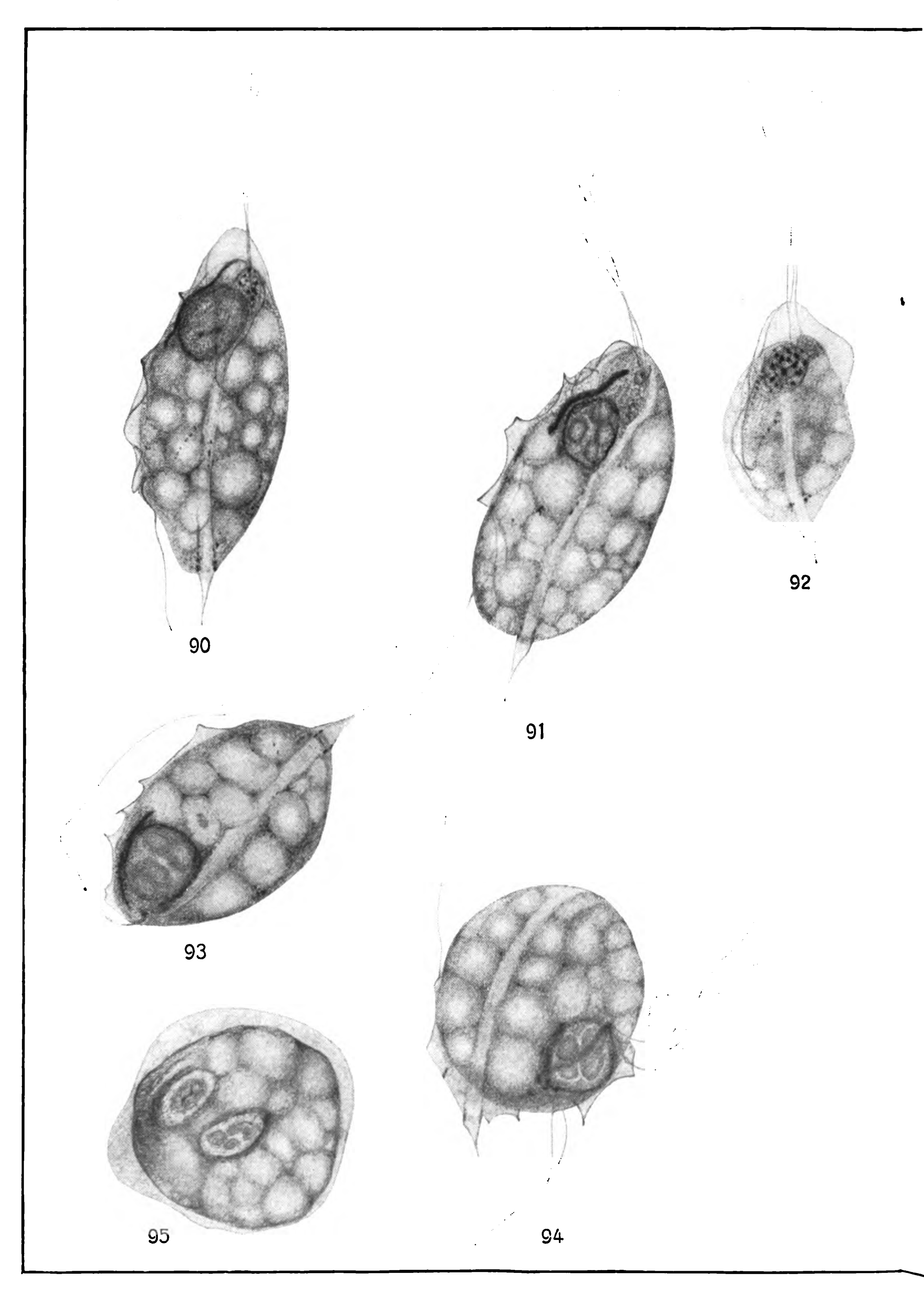


Kuczynski.

Verlag von Gustav

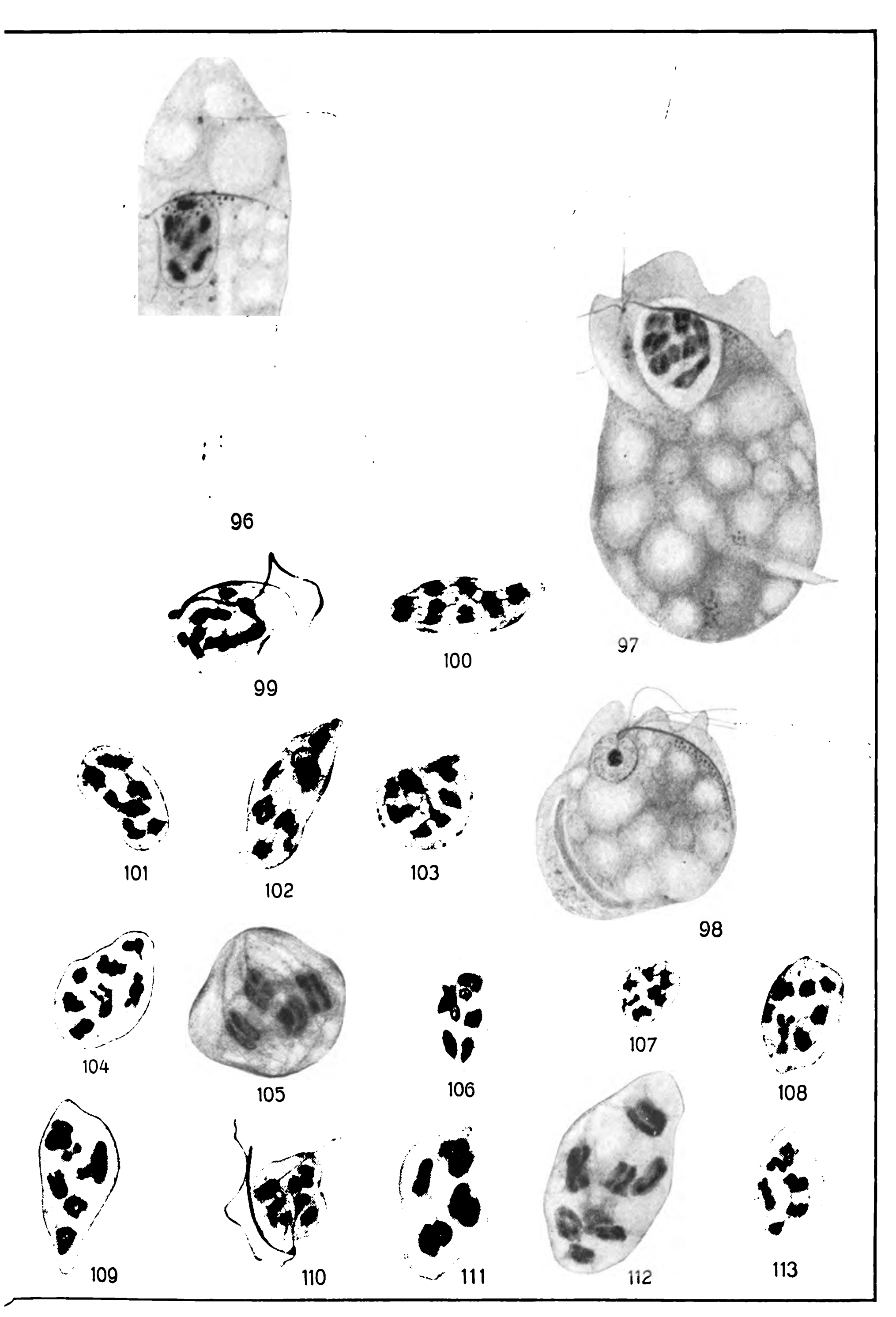


G... Fischer in Jena.

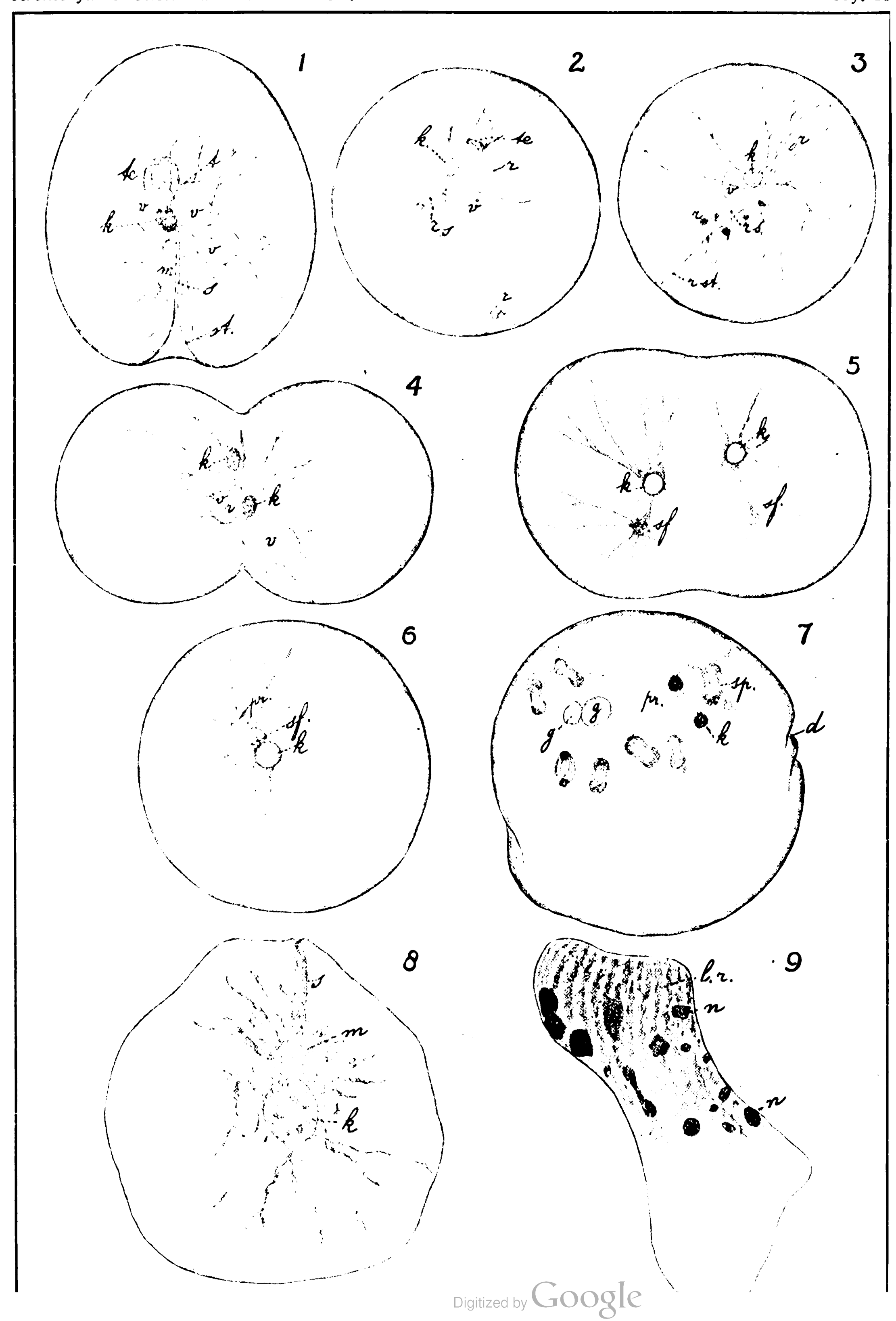


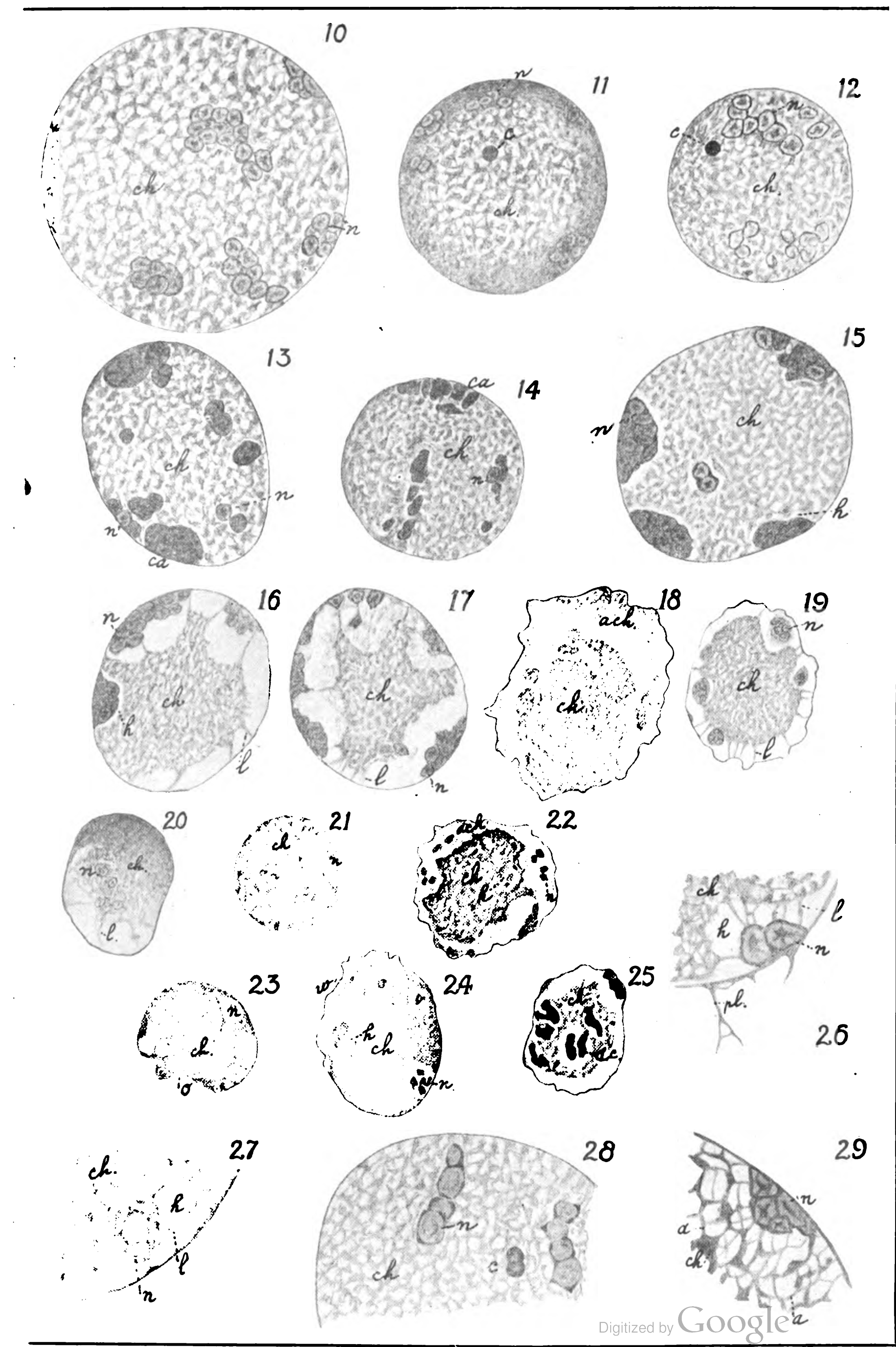
Kuczynski.

Verlag von Gustav Fis



Fischer in Jena.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
k
v
m
st.
r
pr.
sf.
sp.
g
d
l.r.
n


10
ch
n
11
n
c
ch
12
c
n
ch
13
ch
n
n
ca
14
ca
ch
n
15
n
ch
h
16
n
ch
h
l
17
ch
l
n
18
ach
ch
19
n
ch
l
20
n
ch
l
21
ch
n
22
ach
ch
l
n
23
n
ch
o
24
w
h
ch
n
25
ch
ac
26
ch
l
h
n
pl
27
ch
h
l
n
28
n
ch
c
29
n
a
ch
a

Untersuchungen über Süßwasserperidineen und ihre Variationsformen.

Von
Dr. phil. **E. Lindemann**, Lissa (Posen).

(Hierzu Tafel 17 und 144 Textfiguren.)

Bei der Untersuchung von Süßwasserperidineen aus den verschiedensten Gebieten Deutschlands beobachtete Verf. eine Reihe von Formen, welche von den bekannten, in der vorhandenen Literatur meist abgebildeten Exemplaren beträchtlich abwichen. Es drängte sich ihm daher von selber der Gedanke auf, die gesamte Peridineenflora, soweit sie in gesammelten und konservierten Planktonproben erreichbar ist, einer Prüfung zu unterziehen, insbesondere, um festzustellen, ob sich auch innerhalb der Peridineengruppe Variationsformen finden, wie sie einerseits durch eine Veränderlichkeit der Täfelung, andererseits durch eine solche der äußeren Form (vgl. Ceratium) entstehen könnten.

Als Verf. im „Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde“ Bd. XI 1916 bereits bei der Publikation des *Peridinium güstrowiense* n. sp. von „Variationsformen“ sprach, hatte er dabei besonders die verschiedenen Formtypen im Auge, welche sich je nach der verschiedenen Breite der Interkalarstreifen unterscheiden lassen.

Verf. sprach schon damals die Vermutung aus, daß es sich hier lediglich um Formen handelt, welche durch W a c h s t u m s e r s c h e i n u n g e n (je nach dem Alter) entstanden sind, mithin eine besondere Benennung derselben nicht nötig sei. Um die Richtigkeit dieser

Vermutung zu prüfen, sind inzwischen vom Verf. bei verschiedenen (großen) Peridineenformen immer je 60 Exemplare einer Art genau gemessen: es ist versucht worden, Kurven zu entwerfen durch Abtragung der Körperlänge auf der Abscissenachse und ebenso durch Abtragung des Mittels der jeweilig bei einer bestimmten Körperlänge beobachteten Breite eines Interkalarstreifens auf der Ordinatenachse. (Dabei ist stets derselbe Interkalarstreifen einer Form zu nehmen, da es Arten gibt, bei denen bestimmte Interkalarstreifen z. B. die an der Rautenplatte, schmäler sind als die übrigen.) Würde die entstehende Kurve stets eine mit der Körperlänge in gleichem Sinne steigende Linie ergeben, so wäre die oben aufgestellte Vermutung damit durch eine wesentliche Tatsache gestützt. Wenn nun auch die so erhaltenen Kurven, insbesondere bei *Peridinium güstrowiense* in der Tat den erwarteten Verlauf zeigten, so ist doch hier von einer Publikation derselben abgesehen worden. Es stellte sich nämlich heraus, daß einerseits gewisse Peridineen (z. B. *P. elpatiewskyi*) oft ihre Größe mit zunehmender Interkalarstreifenbreite nur ganz wenig ändern, andererseits, daß bei ihnen mehr oder minder ausgeprägte „*Glenodinium*-ähnliche Zustände" vorkommen, welche recht groß sein können, dabei aber keine Interkalarstreifen besitzen. Hierdurch wird der Wert des Verfahrens, das Mittel aus der Interkalarstreifenbreite bei einer bestimmten Körpergröße zur Zeichnung der Kurve zu verwenden, in Frage gestellt. Dennoch bin ich, besonders auf Grund der Untersuchungen an *P. güstrowiense*, zu der Ansicht gelangt, daß die wechselnde Interkalarstreifenbreite eine Alterserscheinung ist (vgl. Lemmermann), mithin werde ich Bezeichnungen wie „*typica*", „*late*" oder „*latissime intercalatum*" (ev. auch „*forma late*" oder „*latissime intercalatum*"), hier niemals anwenden, um echte Variationsformen damit zu kennzeichnen; sie könnten höchstens dazu dienen, die bestimmte Erscheinungsform (Altersform?) eines Individuums näher anzugeben.

Im Verlaufe vorliegender Untersuchungen stellte es sich indessen heraus, daß auch bei der Gattung *Peridinium* echte Variationsformen in reichster Fülle vorkommen. Als „echte Variationsformen" sollen hier Formänderungen aufgefaßt werden, welche sich unter folgende zwei Gesichtspunkte zusammenfassen lassen:

a) Formen, deren äußere Gestalt mit der Ausgangsform übereinstimmt, aber durch Änderung des Verlaufes der Interkalarstreifen ist der Charakter der Täfelung ein anderer geworden. (Variationsformen im engeren Sinne.) Bei-

spiele: *Peridinium cinctum* var. *regulatum* und *P. c.* var. *irregulatum mihi.*

b) Formen, deren Plattenanordnung im allgemeinen mit der Ausgangsform übereinstimmt, indessen ist die äußere Gestalt geändert durch starke dorsoventrale Abplattung, winklige Körperkontur, Farbe, Stachelbesatz usw. Hierzu sind manche endemische Formen zu rechnen. (Variationsformen im weiteren Sinne.) Beispiele: *Peridinium lomnickii* var. *splendida* Wołoszyńska (das wohl mit *P. aciculiferum* in einen Kreis gehört) und *P. güstrowiense forma compressum mihi.* (Gute Variationsformen der Gruppe b) sind bisher selten bekannt geworden.)

Was man als echte Variationsformen in diesem Sinne anzusehen hat, ist von Fall zu Fall zu entscheiden, da sich oft vermittelnde Übergänge finden; jedoch dürfte es nützlich sein, nur dort neue Bezeichnungen einzuführen, wo wirklich eine Änderung des Gesamtcharakters der Form vorliegt. So glaube ich, daß man die Namen einer Reihe von Formen, welche zur Gruppe b) gehören würden, streichen könnte: z. B. *P. inconspicuum* var. *armatum* Lemm, das ich vermutlich im Schlachtensee bei Berlin unter verwandten Formen fand; vielleicht auch *P. berolinense* var. *apiculatum* Lemm. *P. berolinense* ist in der äußeren Körpergestaltung außerordentlich veränderlich (siehe dort), wie ich in Übereinstimmung mit Woloszynska (Pl. 13 Fig, 22—30) beobachten konnte.

Vielleicht kennen wir bisher nur erst einen kleinen Teil der bei uns vorkommenden Peridineen und es ist zu erwarten, daß bei eingehenderer Untersuchung eine Fülle neuer Formen gefunden werden. Manche von diesen werden nur als unbedeutende Abänderungen vom Haupttypus aufzufassen sein und daher eines besonderen Namens entbehren können. Um in diesem Punkte Klarheit zu schaffen, wurden in vorliegender Arbeit stets von jeder Art eine sehr große Anzahl von Exemplaren miteinander verglichen. Ferner wurde besonderer Wert darauf gelegt, daß nicht abweichende oder vielleicht lädierte Formen, sondern solche, die den Haupttypus repräsentieren, zur Abbildung kamen.

Von besonderer Wichtigkeit scheint es auch zu sein, eine einheitliche Methode der Darstellung durch die Zeichnung vorzuschlagen. Hier soll jedes *Peridinium*, wie es auch schon in Peridineenpublikationen häufig geschehen ist, wenn möglich, mindestens von vier verschiedenen Seiten abgebildet werden, nämlich von der ventralen, dorsalen, oberen (Epivalva) und unteren (Hypovalva) Seite. In ver-

einzelten Fällen wird es dann auch noch nötig sein, eine Seitenansicht hinzuzufügen. Hierzu ist noch folgendes zu bemerken:

a) Es finden sich oft Abbildungen in der Peridineenliteratur, in welchen die betreffende Form nicht genau von der zu zeichnenden Seite wiedergegeben worden ist, sondern schief orientiert wurde. Es hat sich herausgestellt, daß hierdurch die Plattenanordnung oft in so hohem Grade verzerrt erscheint, daß es nicht mehr möglich sein dürfte, die betreffende Form mit Sicherheit zu identifizieren. Besonders kommt dies vor bei den Abbildungen der Epivalva und Hypovalva. Es ist daher zu fordern, daß besonders hier eine genaue Ansicht der Plattenanordnung von der oberen und unteren Seite wiedergegeben wird.

b) Bei den Ansichten der Epivalva und Hypovalva kann oft nicht die Projektion der Plattenanordnung (wie sie mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates direkt zu gewinnen wäre) angegeben werden, weil hierbei die Äquatorialplatten außerordentlich im Verhältnis zu den übrigen Platten verkleinert würden, ja, manchmal bei sehr hoch oder auch bei winklig gebauten Formen (z. B. bei der marinen *Heterocapsa*, deren genauere Plattenanordnung von mir demnächst bekannt gegeben werden wird, oder bei *P. marssoni*, dessen Epivalva bisher nur in einem Bruchstück gezeichnet wurde), kaum oder gar nicht sichtbar sein würden. Hier wird die Ansicht vom Zeichner so wiedergegeben werden, wie sie sich gestaltet, wenn man die Epivalva oder Hypovalva in einer Ebene ausbreitet. Dabei werden oft hohe Anforderungen an die Geschicklichkeit des Zeichners gestellt und es darf daher wohl an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß man am leichtesten zum gewünschten Ziele kommt, wenn man nach richtiger Orientierung zuerst die Apikalplatten mit dem Zeichenapparat zeichnet, darauf die Äquatorialplatten mit Benutzung dieses Apparates frei ergänzt.

c) Um die verschiedenen Peridineen auf die Variationsfähigkeit ihrer Täfelung zu prüfen, wurde, wie gesagt, von jeder Art immer eine sehr große Anzahl von Exemplaren untersucht. Es stellte sich hierbei heraus, daß nicht jede der vier von jedem *Peridinium* geforderten Abbildungen für die Beurteilung einer Variationsform gleichen Wert besitzt, d. h., daß nicht alle Plattenkomplexe eines *Peridinium* gleich stark variieren. Betrachtet man die Täfelung der Epivalva und Hypovalva getrennt, so findet man, daß zwar die Hypovalva innerhalb geringer Grenzen variationsfähig ist, doch ist es vor allem die unvergleichlich viel größere Veränderlichkeit der Epivalvatäfelung gewesen, die zur Auf-

stellung von Variationsformen Veranlassung gegeben hat. Waren daher die Ansichten der Ausgangsform von vier verschiedenen Seiten bekannt, so genügte es meist, von einer Variationsform nur die Epivalvatäfelung abzubilden. In vereinzelten Fällen ist dann noch eine Dorsalansicht der letzteren hinzugefügt worden.

Bis jetzt habe ich bei der Gattung *Peridinium* folgende Variationsweisen festgestellt:

1. *Hypovalva*: Die Variationsfähigkeit beschränkt sich nur auf die Änderung der Größe der Antapikalplatten, welche beide gleich groß sein können (vielleicht stets bei *P. cinctum* var. *regulatum mihi* und *P. penardi* Lemm, häufig, z. B. bei *P. elpatiewskyi*, *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens* n. var. usw.), oder eine der beiden, meist die rechte, ist größer als die andere. Durch vorliegende Untersuchung glaube ich erwiesen zu haben, daß es nicht immer angeht, die Größe der Antapikalplatten als wesentliches Merkmal des Charakters einer Form anzusehen, denn die Größe dieser Platten ändert sich bei ein und derselben Form meist außerordentlich. Zum Beweise habe ich je zwei verschiedene Ansichten der Hypovalvatäfelung von *Peridinium polonicum* Woloszynska (Textfig. 17, 18) und *P. elpatiewskyi* (Ostenf.) Lemm (Textfig. 34, 35) wiedergegeben. Dieselbe Veränderlichkeit zeigen die Antapikalplatten bei *P. africanum* Lemm und besonders bei *P. laeve — marssoni* Huitf. Kaas-Lemm.

Sehr selten sind andere Abweichungen der Hypovalvatäfelung: eine Drehung der Platten beobachtete ich in Übereinstimmung mit Woloszyńska bei *P. berolinense* (var. *apiculatum* Lemm (?) (Textfigur 96), sonst habe ich eine solche nur in geringerem Grade bei *P. marssoni* (mit den Varietäten) gesehen.

Nur einmal beobachtete ich eine (sehr selten auftretende) Neubildung eines Interkalarstreifens. (Arch. f. Hydrobiologie. Bd. XI, 1916, Abb. 12, S. 494.) Abgesehen von diesem einen Fall einer Neubildung bleibt also der allgemeine Charakter der Hypovalvatäfelung stets gewahrt: es sind zwei zentrale Antapikalplatten vorhanden, von welchen (abgesehen von der Längsfurche) stets zwei Interkalarstreifen zur Querfurche ausstrahlen, die damit also 5 Postäquatorialplatten erzeugen.

2. *Epivalva*. Die Variationsfähigkeit ist ungeheuer groß und betrifft wohl stets die Mehrzahl der Epivalvaplatten. Vor allem durch Verschiebung oder Ausfall von Interkalarstreifen kann der Charakter der Epivalvatäfelung vollkommen geändert werden.

Bisher liegen noch zu geringe Untersuchungsergebnisse vor, um daraus einigermaßen sicher die Ursachen erschließen zu können, welche zur Bildung der abweichenden Formen führen; indessen ist es in einigen Fällen gelungen, eine Variationsreihe aufzustellen und damit das allmähliche Entstehen der Abweichung zu erkennen. Bisher konnten folgende Ursachen für Abweichungen aller Art festgestellt werden:

a) Seitliche Verschiebung von (dorsalen) Interkalarstreifen zwischen Prääquatorialplatten. (Sehr häufig.) Festgestellt für: *Peridinium elpatiewskyi*, *P. cunningtoni* (?) *P. africanum* und *P. laeve* Huitf.-Kaas-*marssoni*-Lemm.

b) Teilweise oder gänzliche Verschmelzung von Interkalarstreifen (seltener). Festgestellt für *P. elpatiewskyi*, *P. laeve* Huitf.-Kaas.

c) Längsspaltung (Verdoppelung) derselben Interkalarstreifen (selten). Festgestellt für *P. elpatiewskyi.*

d) Neubildung eines Interkalarstreifens innerhalb des Plattenverbandes (selten). Festgestellt für *P. elpatiewskyi* (*Peridinium rhenanum* n. sp.!), *P. polonicum* Wolosz.

e) Ausfall (Verschmelzung) eines Interkalarstreifens innerhalb des Plattenverbandes. Häufig bei *P. marssoni* Lemm. (Bei *P. cinctum* nachgewiesen, aber hier nicht abgebildet.)

f) Verschiebung von Interkalarstreifen innerhalb des Plattenverbandes (nicht häufig). Festgestellt für *P. laeve-marssoni-anglicum* (*P. munusculum-pusillum* etc.).

g) Allgemeine Drehung des Scheitelteiles der Epivalva gegen den äquatorialen Teil (seltener). Festgestellt für *P. elpatiewskyi.*

Weitere Einzelheiten werden bei der Besprechung der betreffenden Formen mitzuteilen sein.

Doch nicht nur von Variationsformen soll in vorliegender Arbeit gesprochen werden. Es ist naturgemäß, daß auch alle erreichbaren, schon bekannten Peridineenarten einer Nachprüfung unterzogen wurden. Einen ersten Teil der hierbei gewonnenen Ergebnisse will diese Arbeit bringen. In erster Linie ist hier die Systematik der Peridineen berücksichtigt worden; Entwicklungsstadien sollen daher hier nur abgebildet werden, wo sie gerade gefunden wurden.

Erst nach Abschluß der Untersuchungen wurde ich mit der inhaltsreichen Arbeit von Jadwiga Woloszynska über „polnische Süßwasser-Peridineen“ bekannt, dieselbe bringt teilweise Formen aus einem Gebiet, welches meinem Untersuchungsgebiete räumlich nicht sehr ferne liegt. Ich werde daher häufig in der Lage sein, dort gegebene Beobachtungen bestätigen oder ergänzen zu können. Hier

möchte ich nur darauf hinweisen, daß die von Woloszynska abgebildeten neuen Arten zum Teil vorzügliche Beispiele für solche Formen sind, die ich als Variationsformen auffasse, mithin nicht mit einem neuen Artnamen belegen würde. Im einzelnen ist jedoch die Entscheidung hierüber nur zu treffen, wenn man die betreffenden Exemplare selber sehen kann.

Es scheint, als ob hier ein Unterschied in der Behandlung der Nomenklatur darin besteht, daß Woloszynska vor allem die äußere Gestalt der Peridineen zur Unterscheidung herangezogen hat, während ich daneben den Bau der Epivalva als das wichtigste Kennzeichen zur Unterscheidung der Formen ansehe. Haben mir doch besonders Peridineen des deutschen Flachlandes zur Untersuchung vorgelegen, während Woloszynska vielleicht eine Reihe besonders in der äußeren Gestalt abweichende Formen des Tatragebirges fand! Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß einige Formen, die ich aus meinem Gebiete beschreibe, später mit solchen von Woloszynska zusammenzuziehen sind. Hier soll gleich noch auf die besondere Bedeutung der Apexbildung für die Systematik hingewiesen werden. Es ist bekannt, daß *Peridinium willei*-Formen früher vielfach mit *Peridinium tabulatum* oder sogar *P. bipes* verwechselt wurden, weil man den Apex nicht genügend beachtete oder breite Kämme, wie ich sie nur einmal an einer besonderen Form von *P. willei* aus dem Müggelsee beobachten konnte, an ihrer Umbiegungsstelle seitlich des unteren Teiles der Längsfurche mit den Flügelleisten von *P. bipes* idendifiziert wurden (siehe auch *Peridinium alatum* Garbini, das eine ähnliche Form von *P. willei* darstellt!). Nur die Erkennung des Apex kann hier die Sicherheit der Bestimmung verbürgen.

Hier sollen drei Gruppen von Peridineen hinsichtlich der Apexbildung unterschieden werden: a) solche, die einen echten Apex besitzen, b) solche mit einem „Pseudoapex" und c) solche ohne Apex. Ich glaube, daß sich die Peridineenformen gut in diese drei Gruppen einreihen lassen.

Ein echter Apex findet sich bei der Gruppe *Poroperidinium.* Er stellt in seinem oberen Ende eine kreisförmige Öffnung am vorderen Pole dar, doch ist der Kreis nicht allseitig geschlossen, sondern geht (ohne Scheidewand) nach Richtung der Rautenplatte in eine linienförmige, mehr oder weniger breite Verlängerung aus (Textfig. 1). Die Öffnung reicht also stets bis zum oberen Rande der Rautenplatte. Jedenfalls habe ich es bei keiner Form anders gesehen. Ich hebe dies hervor, weil ich in der Literatur eine An-

zahl Abbildungen finde, die nicht mit dieser Beobachtung übereinstimmen. So bildet SCHILLING in PASCHER's Süßwasserflora Heft 3 S. 42 Fig. 47 c nach LEMMERMANN einen Apex ab, an dessen Existenz ich nach meinen Befunden zweifeln muß. Die Abbildungen S. 39 Fig. 42 a und c widersprechen einander, denn a stellt eine Form mit Apex dar, während in c kein solcher angegeben ist. Dasselbe gilt von den Abbildungen S. 41 Fig. 45 a und c. Diese, sowie eine Reihe anderer Abbildungen, die SCHILLING den Werken anderer Autoren entnommen hat, wären hinsichtlich ihrer Apexbildung nachzuprüfen. Bei WOLOSZYNSKA finde ich auch einige Abbildungen, die dem Gesagten widersprechen, so Pl. 10 Fig. 23, 29; Pl. 12 Fig. 40; Pl. 13 Fig. 25. Wenn die Verfasserin den Kreis, welchen der Apex bildet, gänzlich schließt, so würde zwischen Apex und Rautenplatte dadurch eine neue kleine rechteckige Platte entstehen. Ich kann bis jetzt diese Angabe der sonst in ausgezeichneter Weise genauen Arbeit nicht bestätigen.[1])

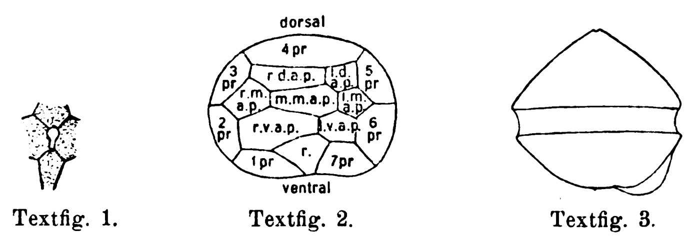
Unter einem „Pseudoapex“ verstehe ich eine Spitzenbildung am vorderen Pole ohne eine Öffnung. Diese Spitze scheint bei *Peridinium laeve* HUITF.-KAAS und *P. marssoni* LEMM. stets an der Stelle zu liegen, wo drei Interkalarstreifen in der Mitte der Epivalva zusammenstoßen. (Es kommen Formen besonders von *P. laeve* vor, die am vorderen Pole mehr abgerundet sind, mithin fast keinen Pseudoapex aufweisen.) Bei der marinen Form *Heterocapsa triquetra* STEIN, die ich seltsamer Weise im Bentschener See (Provinz Posen) beobachten konnte, ist ebenfalls ein Pseudoapex vorhanden (STEIN zeichnet Taf. III Fig. 35 — nur hier(!) einen Apex), dieser Pseudoapex ist manchmal eine stumpfe Spitze, oft auch ein First, an dessen vorderer Seite ein Interkalarstreifen entlang läuft. Die Plattenbildung ist hier innerhalb geringer Grenzen recht variabel.

Endlich gibt es Formen ohne jede Apexbildung (die meisten Formen der Gruppe *Cleistoperidinium*), zu denen die bekanntesten Peridineen (*P. willei*, *P. cinctum*) gehören.

---

[1]) Allerdings muß ich hier der Genauigkeit halber hinzufügen, daß die von mir angegebene „verlängerte kreisförmige Öffnung“ oft mit Masse ausgefüllt erscheint, wodurch die Öffnung tatsächlich verschwinden kann. Hierdurch entstehen aber niemals neue Scheidewände oder neue Platten, man hat nur den Eindruck, als ob sich der von der oberen Spitze der Rautenplatte zum apikalen Pole hinziehende Interkalarstreifen bis zu diesem Pole verlängert hätte. Doch ist trotzdem die Stelle der „verlängerten kreisförmigen Öffnung“ noch immer gut erkennbar und eine Verwechslung mit einem „Pseudoapex“ ausgeschlossen.

Bevor wir nun zur Besprechung der einzelnen Formen übergehen, sei hier noch im allgemeinen über die Täfelung mitgeteilt, daß die Nomenklatur derselben zur Bezeichnung der Variationsformen erweitert werden muß. Orientiert man die Form richtig, d. h. so, daß man von der dorsalen zur ventralen Seite hinsieht, so lassen sich in der Reihe der d. a. p. noch eine r. d. a. p. (rechte d. a. p.), eine m. d. a. p. (mittlere d. a. p.), und eine l. d. a. p. (linke d. a. p.) unterscheiden. Desgleichen bei den v. a. p. und den m. a. p. Ferner lassen sich, wenn nötig, die pr mit Nummern versehen, von der Rautenplatte anfangend zuerst um die rechte Seite herum, dann folgend dorsal und um die linke Seite zur Rautenplatte zurück. Bei *P. aciculiferum* Lemm. spricht bereits Woloszynska von s. a. p. In beifolgender Textfig. 2 ist diese Plattenbezeichnung für *Peridinium rhenanum* n. sp. durchgeführt.



Textfig. 1. Textfig. 2. Textfig. 3.

(Sämtliche Textfiguren beim Druck um $^1/_3$ verkleinert.)

Textfig. 1. Typus des Peridineenapex.
Textfig. 2. Plattenbezeichnung der Epivalvatäfelung bei den Peridineen (ausgeführt für *P. rhenanum*).
Textfig. 3. *Diplopsalis acuta.* „Glenodinium-ähnlicher“ Zustand.

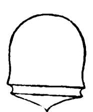
Der Grad der Differenzierung und besonders die Dicke der Platten scheint bei den einzelnen Peridineen außerordentlichen Schwankungen ausgesetzt zu sein. So traf ich im Krakower See (Mecklenburg-Schwerin) ein Exemplar von *Peridinium cinctum* mit hautartiger Täfelung, bei welcher die Interkalarlinien nur als schwache Linien sichtbar waren. Weitere „*Glenodinium*-artige“ Zustände fanden sich besonders bei *P. elpatiewskyi*, *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens* n. var. und *Diplopsalis acuta* Entz. (Jugendformen?). Letztere ist dann leicht mit *P. berolinense* Lemm. zu verwechseln (siehe Textfig. 3). Bei dem Exemplare von *Diplopsalis*, welches in Textfig. 3 wiedergegeben ist, konnte die Täfelung bei stärkster Beleuchtung noch gerade nachgewiesen werden. Bei *Peridinium penardi* Lemm. und besonders bei *P. berolinense* Lemm. kommen nun wahrscheinlich wirkliche Glenodiniumzustände vor, d. h. Zustände,

bei denen die Täfelung überhaupt nicht mehr nachzuweisen ist. In solchen Zuständen ist *P. penardi* sicher oft als *Glenodinium pulvisculus* Stein angesehen worden. Ich fand Übergänge dieser Form mit eben angedeuteten Interkalarlinien in einer Probe aus Rheinbuchten beim Loreleyfelsen, welche Herr Professor Marsson dort im Juli 1907 fischte. Bei *P. berolinense* scheinen oft Zustände vorzukommen, bei denen die Hypovalvatäfelung ausgebildet, diejenige der Epivalva dagegen unvollkommen oder gar nicht ausgebildet ist.

Amphidinium obrae n. sp.

Textfig. 4 und 5.

Zellen von etwa eiförmiger Gestalt, mit einem kegelförmig abgestutzten Ende; dorsoventral nicht abgeplattet. Länge etwa 25 μ; Breite 20 μ. Querfurche kreisförmig, Längsfurche nicht beobachtet; erstere teilt die Zelle in zwei sehr ungleiche Teile: der eine ist groß und oval gestaltet, der andere sehr klein („deckelförmig") und flach kegelförmig mit winziger Spitze. Es scheint sich um eine farblose Form zu handeln, denn Chromatophoren wurden nicht beobachtet. Doch scheint ein zarter (glatter) Panzer vorhanden zu sein und es erscheint daher zweifelhaft, ob vorliegende Form zur Gattung Amphidinium zu stellen ist.



Textfig. 4. Textfig. 5.

Textfig. 4. *Amphidinium obrae* n. sp. Seitenansicht (ohne Zeichenapparat reproduziert). (Bentschener See.)

Textfig. 5. Dasselbe. Ansicht von unten seitlich (mit Abbe'schem Zeichenapparat gezeichnet).

Am 16. Oktober 1917 im Bentschener See (Provinz Posen) beobachtet, dort wo die Obra aus dem See ausfließt. Seltsamerweise fand sich zusammen mit diesem *Amphidinium* in größerer Anzahl *Heterocapsa triquetra* Stein, eine marine Peridinee, die mir zum Vergleiche auch aus dem Hafen von Rostock (Mecklenburg) (Brackwasser) vorlag. Wie mir Herr Dr. Br. Schröder mitteilt, befinden sich an den Ufern der Obra unweit des Schlawasees, also nahe ihrem Ursprung, Salzwiesen, auf denen eine Reihe Halophyten vorkommen. *Heterocapsa* mag also an einer typischen Salzstelle ent-

stehen und sekundär in den Bentschener See eingeschwemmt werden, wie es nach einer freundlichen Mitteilung des Herrn Professors Dr. Kolkwitz bei Hamburg beobachtet worden ist, wo Schiffe Meeresorganismen ins Süßwasser einführen.

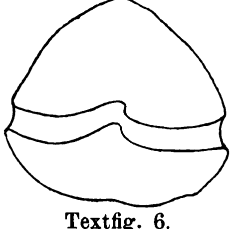
Doch wäre die Frage noch zu entscheiden, ob *Heterocapsa* nicht auch gelegentlich als Süßwasserform auftritt (Schröder beobachtete dieselbe im Mittelmeer); ich habe ein Exemplar im Krakower See (Mecklenburg), einem typischen Süßwasser, gefunden, bin mir aber nicht sicher, ob nicht durch Zufall durch eine Pipette dasselbe übertragen worden ist. Der Befund im Bentschener See ist dagegen gänzlich sicher. [1])

Kolkwitziella salebrosa n. g.

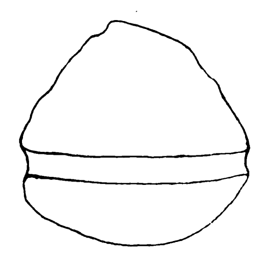
Textfig. 6—9 und Taf. 1 Fig. 1.

(Eine Peridinee mit farbigem Panzer!)

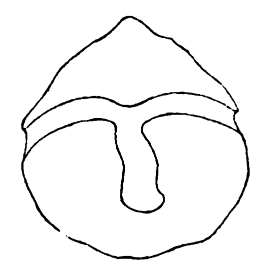
Zelle rundlich-dreieckig; Spitze des apikalen Poles leicht markiert, hintere Ecken abgerundet. Etwas dorsoventral zusammengedrückt; in Richtung der Längsfurche grabenförmig eingesenkt.



Textfig. 6.

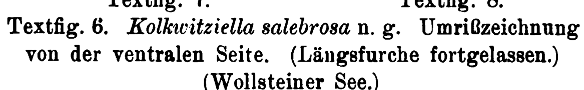


Textfig. 7.



Textfig. 8.

Textfig. 9.



Textfig. 6. *Kolkwitziella salebrosa* n. g. Umrißzeichnung von der ventralen Seite. (Längsfurche fortgelassen.) (Wollsteiner See.)

Textfig. 7. Dieselbe. Dorsalansicht.

Textfig. 8. Dieselbe. Ventralansicht von schräg unten. Längsfurche sichtbar.

Textfig. 9. Dieselbe. Seitenansicht, etwas von der ventralen Seite gesehen.

Die vordere Körperhälfte ist dreieckig, mit etwas konvexen Seiten und etwas größer als die hintere Körperhälfte, die stumpf abgerundet

---

[1]) *Heterocapsa* ist von mir inzwischen häufig im Krakower See wiedergefunden. Dieselbe scheint also auch als Süßwasserform aufzutreten.

ist. Querfurche nicht schraubig. Die Längsfurche greift nicht auf das vordere Körperende über, sondern beginnt an der Querfurche und läuft in der grabenförmigen Einsenkung entlang etwa bis zum antapikalen Pole, wo sie halbkreisförmig endigt (Textfig. 8). Der Panzer ist stark und hat eine hell bis dunkelbraune Färbung; er ist auf seiner Oberfläche rauh, da sich auf ihm kleine, von oben nach unten gerichtete längliche Grübchen befinden. Eine Täfelung des Panzers ist nicht vorhanden. Chromatophoren dunkelbraun bis fast schwarz.

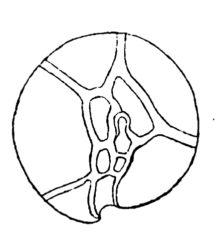
Länge 40 μ; Breite 48 μ.

Am 11. Juli 1916 im Wollsteiner See (Provinz Posen) beobachtet. Sehr seltene Form. Trotzdem diese Peridinee zu den großen Formen gehört, ist sie schwer aufzufinden, da sie gefärbt, stumpfkantig und rauh ist und daher leicht mit einem kleinen Steine oder ähnlichen Gegenständen verwechselt wird. Auch ist die Längsfurche erst bei genauerer Beobachtung sichtbar. Eine neue Gattung mußte für diese Form aufgestellt werden, weil sie ihres dicken und abweichend gearteten Panzers wegen nicht für ein *Glenodinium* angesehen werden konnte. Verfasser versuchte auf Tafel 1 Fig. 1 eine farbige Abbildung des leeren Panzers zu geben. Das hier dargestellte Braun geht oft in einen dunkleren Farbenton über; mit Inhalt erscheint die Zelle dunkel bis schwarz.

Gonyaulax limnetica n. sp.

Textfig. 10 Taf. 1 Fig. 2—4.

Zellen eiförmig bis kugelig, dorsoventral nicht zusammengedrückt, Epivalva in ein mehr oder weniger ausgeprägtes kurzes Horn ausgezogen. Apex vorhanden. Valven bei genauer Vorderansicht fast gleich groß (Taf. 1 Fig. 2), die Epivalva ist kegelförmig gestaltet, die Hypovalva abgerundet. Der Panzer ist kräftig, ohne Stachelbesatz, dagegen oft mit



Textfig. 10.

Textfig. 10. *Gonyaulax limnetica* n. sp. Epivalvatäfelung einer Formausbildung, die sich im allgemeinen Umriß der Form *G. polonica* Wolosz. nähert. (Krakower See.)

breiten Interkalarstreifen versehen, die (zum Unterschiede von anderen Peridineen) oft undeutlich erscheinen, indem ihre Randkontur unter der sehr starken Areolierung der Platten verschwindet. Diese Areolierung besteht aus verdickten Leisten, zwischen welchen

sich eingesenkte Felder befinden. Besonders auf der Hypovalva machen diese Felder den Eindruck von Poroiden. Querfurche stark spiralig (linkswindend), mit einer ganzen Umdrehung. Längsfurche leicht S-förmig gekrümmt, weit auf die Epivalva übergreifend, meist nicht bis zum Hinterende reichend(?). Epivalva mit 5 Präaquatorialplatten + 4 bis 5 Apikalplatten (indem die zwischen dem oberen (linken) Rande der Längsfurche und dem Apex gelegene schmale Platte meistens, doch nicht immer nochmals geteilt ist); Hypovalva mit 5 Postäquatorialplatten + 1 Antapikalplatte + 1 akzessorischen Platte (die auch oft wiederum geteilt ist). Die Hülle öffnet sich (wie bei verwandten Formen) längs der Querfurche.

Länge 48—55 μ; Breite 40—50 μ.

Mitte August 1917 im Krakower See (Mecklenburg-Schwerin) beobachtet. Diese Form scheint außerordentlich variabel zu sein, und da die Interkalarstreifen oft undeutlich ausgebildet sind, so ist es kaum zu entscheiden, wie die Form systematisch aufzufassen ist. Ich habe stets eine Drehung der einzelnen Interkalarstreifen der Epivalva beobachtet: Textfig. 10 gibt eine Epivalva wieder, deren Bau im allgemeinen demjenigen der Epivalva von *Gonyaulax polonica* Woloszyńska ähnlich ist, während Taf. 1 Fig. 3 eine Form darstellt, die zu *Gonyaulax apiculata* var. *clevei* Ostenf. überleitet. Ich habe Formen gesehen, welche, abgesehen vom Fehlen eines Interkalarstreifens der Epivalva, mit der var. *Clevei* übereinstimmten. Dagegen gibt Woloszyńska für *G. polonica* ausdrücklich stets nur 2 ap an. Stachelbildung konnte ich ebenfalls nicht beobachten, dafür fanden sich Poroiden, besonders auf der Epivalva. Vielleicht werden alle diese Formen später zusammenzuziehen sein.

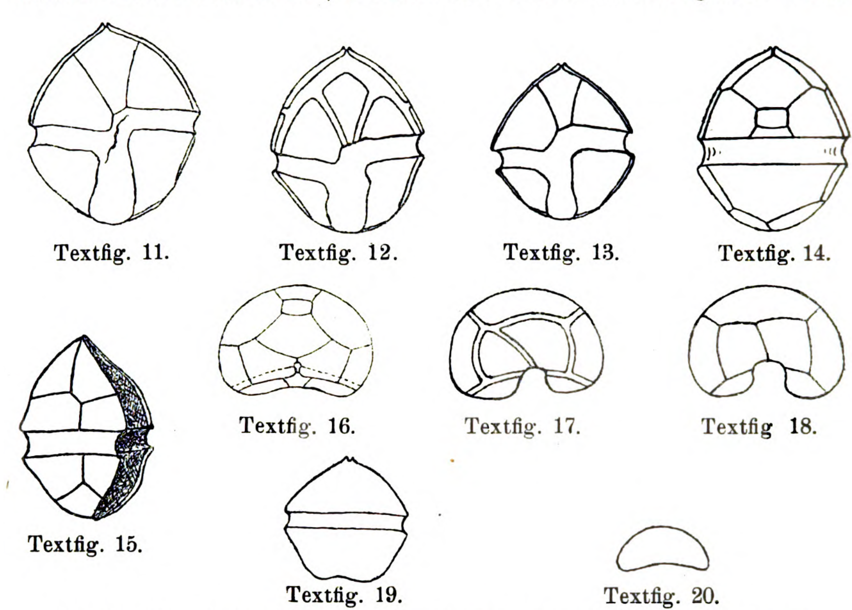
Wie ich glaube, ist die von mir abgebildete Form typisch für das Plankton der größeren deutschen Seen; ich fand auch im Material aus dem Schlawasee (Schlesien) eine Form, von der ich nach eingehenderer Untersuchung glaube, daß sie mit *Gonyaulax limnetica* n. sp. identisch ist. (Siehe Br. Schröder, Bericht d. deutsch-bot. Gesellsch. 1917. Die von mir in dieser Arbeit mit *Gonyaulax levanderi* (var.) [der stark spiraligen Querfurche wegen] bezeichnete Form zeigt die für *G. levanderi* angegebene flügelleistenartige Verdickung der Längsfurchenränder, hierdurch erscheint die Längsfurche auf der von mir jener Arbeit beigegebenen Abbildung so schmal. Endlich ist die bis zum Hinterende reichende Längsfurche der Schlawaseeform auffallend.) Eine Abbildung der „Teilung unter Zweiteilung der Hülle (und Regenerierung der Panzer-

hälften?) im beweglichen Zustande“ (siehe S. 21!) findet sich von einer verwandten Form bei Penard; ich konnte eine solche nicht beobachten, weil die Form im August offenbar schon im Absterben begriffen war.

Peridinium polonicum Woloszyńska.

Textfig. 11—20, Taf. 1 Fig. 5.

Diese Form ist von Woloszyńska ausführlich beschrieben worden, so daß ich nur noch hinzuzufügen brauche, was mir an derselben erwähnenswert erscheint. *P. polonicum* ist nicht nur auf das polnische Gebiet beschränkt, sondern es ist eine der häufigsten Formen



Textfig. 11. *Peridinium polonicum* Wolosz. Gewöhnliche Form, ventral.
Textfig. 12. Dasselbe. Forma *latissime intercalatum*.
Textfig. 13. Dasselbe. Kreisförmige Formausbildung.
Textfig. 14. Dasselbe dorsal.
Textfig. 15. Dasselbe seitlich.
Textfig. 16. Dasselbe. Epivalvatäfelung.
Textfig. 17—18. Dasselbe. Hypovalvatäfelung.
Textfig. 19. Dasselbe. Jugendform?
Textfig. 20. Dasselbe. Querschnitt.

unserer deutschen Seen und bisher wohl stets mit *Glenodinium cinctum* verwechselt. Ich glaube auch, daß *Glenodinium gymnodinium* Penard mit dieser Form identisch ist. Dieselbe ist am leichtesten

zu erkennen, wenn sich das Plasma nach tagelanger Einwirkung z. B. von conc. HNO_3 vom Apex zurückgezogen hat. Die vom Apex auf der ventralen Seite parallel mit der scharfen Kante gehenden Interkalarlinien sind typisch für die Form, ebenso die Längsfurche, welche nicht auf die Epivalva übergreift. Die Interkalarstreifen können auch linienförmig sein (s. Textfig. 11). Eine Flügelleiste am linken Rande der Längsfurche ist vorhanden, doch habe ich selten einen wirklichen Zahn beobachten können.

Die Variabilität der Größe der Antapikalplatten ist ein gutes Beispiel für meine Ausführungen auf S. 5 (s. Textfig. 17 u. 18). Die von Woloszyńska (Pl. 12 Fig. 1) gegebene Abbildung zeigt eine nicht immer so stark ausgeprägte Areolierung; meist sieht man die Formen bei erster Betrachtung so, wie dortselbst in Fig. 10 oder von mir in Textfig. 11—13 wiedergegeben ist. Endlich habe ich noch versucht, eine Ansicht der Epi- und Hypovalva in der von mir vorgeschlagenen Zeichnungsweise zu geben. (Die punktierte Linie Textfig. 16 bezeichnet den Verlauf der scharfen Kante dieses *Peridinium.*) Wie ich glaube, ist Textfig. 19 ein Jugendstadium von *Peridinium polonicum* (aus dem Müggelsee), es ist leicht mit *P. penardi* zu verwechseln und nur an der dorsiventralen Abplattung und einem meist vorhandenen seichten Ausschnitt am antapikalen Pole erkennbar.

Nachgewiesen für folgende Seen:

Mecklenburg: Schweriner See, Krakower See, Schwedt See.

Mark-Brandenburg: Müggelsee, Schlachtensee.

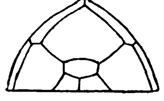
Posen: Bentschener See, Primenter See, Witoslawer See (häufig), Wojnowitzer See.

Schlesien: Schlawa-See (massenhaft).

Peridinium polonicum var. *trilineatum* n. var.

Textfig. 21.

Unterscheidet sich von der normalen Form nur durch einen accessorischen Interkalarstreifen, welcher die unter der d. a. p. gelegene



Textfig. 21. *Peridinium polonicum* var. *trilineatum* n. var. Epivalva, dorsal.

4. pr. nochmals teilt. Epivalva also mit 8 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 1 dap.

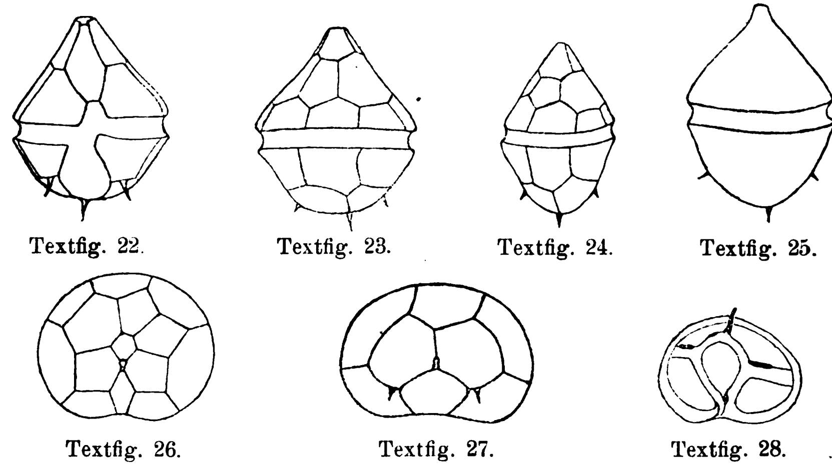
Beobachtet am 29. Juli 1917 im Wojnowitzer See (Posen) zusammen mit der Ausgangsform.



Peridinium aciculiferum Lemmermann.

Textfig. 22—28, Taf. 1 Fig. 6—8.

Die von Woloszynska Pl. 12 Fig. 11—15 abgebildete Form aus der Umgegend von Lemberg scheint von vorstehender Form nur unwesentlich in der Anordnung der dorsalen Epivalvaplatten abzuweichen. Lemmermann gibt in seiner Kryptogamenflora der Mark Brandenburg Bd. 3 keine Abbildung der Epivalva, wohl aber findet sich eine solche in Pascher's Süßwasserflora Heft 3 S. 39 Fig. 42 c. Da es mir bei letzterer auffiel, daß der Apex nicht eingezeichnet war und die Anordnung der dorsalen Platten nicht genau mit denen der Fig. 42 b übereinstimmte, so suchte ich mir Material aus dem



Textfig. 22. *Peridinium aciculiferum* Lemm. Ventral. Breite Form (Lietzensee).
Textfig. 23. Dasselbe dorsal. Breite Form.
Textfig. 24. Dasselbe dorsal. Schmale Form. (Schloßgraben zu Münster i. W.)
Textfig. 25. Dasselbe. Habitusbild; dorsal. (Lietzensee.)
Textfig. 26. Dasselbe. Epivalvatäfelung.
Textfig. 27. Dasselbe. Hypovalvatäfelung.
Textfig. 28. Dasselbe. Stachelbesatz, von der ventralen Seite unten gesehen.

Müggelsee zu verschaffen, in welchem Lemmermann diese Form gefunden hat, zwecks Nachprüfung derselben. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. Kolkwitz-Berlin bekam ich auch Material aus Berliner Seen, habe aber *P. aciculiferum* nur aus dem Lietzensee bei Charlottenburg (5. Januar 1916) kennen gelernt.[1]) Vorher hatte ich dieselbe Form schon in Fängen aus dem Schloßgraben zu

[1]) Inzwischen wurde dieselbe Form auch im Müggelsee festgestellt.

Münster i. W. (11. Februar 1913) beobachtet, welche Herr Dr. Schädel-Mainz mir liebenswürdigerweise übersandte. Alle diese Formen dürften mit *P. aciculiferum* Lemm. identisch sein, auch die von Woloszynska gefundene Form würde ich nicht als Varietät ansehen.

Eine genaue Beschreibung der Form brauche ich hier nicht zu geben, da Woloszynska dieselbe bereits gab. Ich möchte dazu nur bemerken, daß ich etwas variierende Formen fand: Textfig. 22, 23 gibt ein seltener vorkommendes breites Exemplar wieder, und Fig. 24 ein besonders schmales. Sehr typisch für die Gestalt dieses *Peridinium* ist die auch von Woloszynska gegebene Fig. 25. Ferner beobachtete ich Formen, deren Längsfurche ziemlich weit auf die Epivalva übergriff (Fig. 22), und auch solche, bei denen selbst mit Ölimmersion keine Areolierung nachzuweisen war (Lietzensee). Die beiden charakteristischen seitlichen Stacheln scheinen stets an der ventralen Seite der at zu sitzen (Textfig. 28). Diese at sind meistens gleich groß, können aber auch in vereinzelten Fällen etwas ungleich sein.

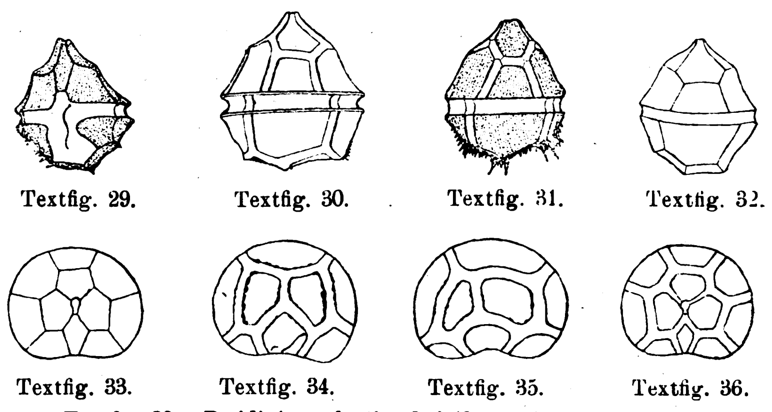
Die Vermehrung dieser Form erfolgt nach Lemmermann durch „Querteilung in gallertumhüllten Ruhezuständen". (Abbildungen solcher Teilungsformen finden sich bei Ostenfeld: Proc. of the Roy. soc. of Edinburgh. Vol. XXV, Part XII.) Da nach meinen Beobachtungen an anderen Formen solche gallertumhüllte Zustände trotz Verlust der Geißeln nicht unbedingt immer Ruhezustände zu sein brauchen, so ist von mir vorgeschlagen, diese Art der Vermehrung als „Teilung der nackten Zelle unter Zerreißung und Abwerfung ihrer Hülle" zu bezeichnen (S. 230). Dauerzellen von *P. aciculiferum* sind von Lemmermann gesehen, aber meines Wissens nicht abgebildet worden. Taf. 1 Fig. 6—8 zeigt dieselben, wie sie innerhalb des Panzers gebildet werden und wie darauf der Panzer allmählich abgeworfen wird. In Fig. 7 scheint die Dauerzelle am Panzer festgeheftet zu sein (?). Fig. 8 zeigt eine Teilung der Zelle innerhalb der Cyste. (Länge der Cyste 34 μ, Breite 28 μ.) Der Panzer ist noch nicht ganz abgeworfen, und wir sehen deutlich, wie auch noch innerhalb der Cyste der Zellinhalt mit einer dünnen Gallertschicht umkleidet ist.

Peridinium elpatiewskyi (Ostenf.) Lemm.

Textfig. 29—36, 51—54, Taf. 1 Fig. 9—12.

= *Peridinium umbonatum* var. *elpatiewskyi* Ostenf.
= *Peridinium marchicum* Virieux (?).
= *Peridinium marchicum* var. *simplex* Woloszyńska.

Vorliegende Form, die wohl bisher stets unter dem Namen *Peridinium marchicum* Lemm. in der Literatur angeführt worden ist, gehört mit der nächstfolgenden (*P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens* n. var.) zu den häufigsten Formen des Seenplanktons. Lemmermann gibt in seiner „Kryptogamenflora der Mark Brandenburg“ Bd. 3 S. 663 Fig. 18 eine, abgesehen von der etwas unklaren Apexdarstellung, völlig verständliche Zeichnung der Epivalvatäfelung von *P. marchicum*, danach ist *P. marchicum* der Epivalvatäfelung nach ein *P. umbonatum* mit Stacheln an der Hypovalva. Gänzlich anders dagegen ist die Epivalvatäfelung bei *Peridinium elpatiewskyi* (Ostenf.) Lemm. angeordnet (dorts. S. 663 Fig. 22). Da nun diese Täfelung bei vorliegender Form genau mit *P. elpatiewskyi* übereinstimmt, so sehe ich den Grund nicht ein, weshalb Woloszynska diese Form als Varietät zu *P. marchicum* stellt. Schon Lemmermann hat, besonders der Epivalvatäfelung wegen, diese Form von *P. umbonatum* abgetrennt und als eigene Art beschrieben.



Textfig. 29. *Peridinium elpatiewskyi* (Ostenf.) Lemm. ventral.
Textfig. 30. Dass. dorsal. Breite Form ohne Stachelbesatz.
Textfig. 31. Dass. dorsal. Schmälere Form mit sehr starkem Stachelbesatz.
Textfig. 32. Dass. dorsal. „Glenodinium-ähnlicher“ Zustand.
Textfig. 33. Dass. Normale Form, Epivalvatäfelung.
Textfig. 34. Dass. Hypovalvatäfelung. Beide at gleich groß.
Textfig. 35. Dass. Hypovalvatäfelung. Rechte at größer als die linke.
Textfig. 36. Dass. Epivalvatäfelung, etwas abweichend.

Ich sehe aber vorliegende Form als identisch mit *P. elpatiewskyi* (Ostenf.) Lemm. an, denn ich fand stets in ein und demselben Gewässer Formen mit zarter, sowie mit dicker Täfelung, und solche ohne oder fast ohne Stacheln, sowie solche mit reichlicher Stachelbildung nebeneinander. Lemmermann bildet eine Form ohne Stacheln

ab (dorts. Fig. 20), wie sie sich auch bei uns findet, nur sind unsere Formen (von der ventralen Seite gesehen) im Körperumriß der Epivalva meist etwas mehr zugespitzt. Es geht auch nicht an, Exemplare mit Stacheln als Varietät zu *P. elpatiewskyi* zu ziehen, da stets alle Übergänge vorkommen.

Um die Identität vorliegender Form mit *P. elpatiewskyi* (Ostenf.) Lemm. nachzuweisen, stelle ich die Beschreibungen von Lemmermann und Woloszynska (der ich mich im allgemeinen anschließe) nebeneinander.

Lemmermann. (*P. elpatiewskyi*).	Woloszyrska. (*P. marchicum* var. *simplex*).
Zellen breit eiförmig, dorsoventral abgeplattet, 33—45 μ lang; 28—35 μ breit.	Zellen fünfeckig, dorsoventral abgeplattet, ca. 32 μ lang, ca. 30 μ breit.
Apex vorhanden.	Apex vorhanden.
Querfurche fast kreisförmig.	Querfurche deutlich linkswindend.
Längsfurche wenig auf die Epivalva übergreifend,	Längsfurche wenig auf die Epivalva übergreifend,
hinten stark verbreitert, bis zum Hinterende verlaufend.	a. d. Hypovalva stark verbreitert, bis zum Hinterende reichend.
Epivalva kegelförmig. 7 pr, 1 r, 2 vap, 1 dap.	Epivalva kegelförmig. 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap.
Hypovalva hinten schwach schräg ausgerandet.	Hypovalva hinten schräg ausgerandet.
6(?) pst; 2 gleich große at.	5 pst + 2 at; rechte at bedeutend größer als die linke.
	Hypovalva mit Stacheln.

Beide Formen sind identisch, da *P. elpatiewskyi* in der allgemeinen Körpergestalt innerhalb geringer Grenzen veränderungsfähig ist, wie es auch aus den von mir gegebenen Abbildungen hervorgeht. Besonders hervorzuheben ist, daß bei Exemplaren mit zartem Panzer die Areolierung oft nicht sichtbar ist (von Lemmermann nicht erwähnt); der Wechsel in der Ausbildung der Hypovalvastacheln wurde bereits angegeben (s. Textfig. 30 u. 31). Als neues Ergebnis kann ich hinzufügen, daß die beiden at nicht immer gleich groß sind, seltener habe ich Exemplare mit außerordentlich vergrößerter rechter at gefunden (s. Textfig. 34 u. 35).

Demnach müßte die Diagnose für *Peridinium elpatiewskyi* (Ostenf.) Lemm. nunmehr folgendermaßen lauten:

Zellen fünfeckig bis eiförmig, dorsoventral wenig abgeplattet, 30—35 μ (manchmal bis 45 μ?) lang, 26—30 μ (bis 35 μ?) breit. Apex vorhanden. Querfurche schwach linkswindend; Längsfurche wenig auf die Epivalva übergreifend, auf der Hypovalva stark verbreitert, bis zum Hinterende reichend. Epivalva nur wenig größer als die Hypovalva, oft fast gleich groß. Epivalva kegelförmig, mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap. Hypovalva flach-kegelförmig, hinten schräg ausgerandet, mit 5 pst und 2 at. Die at meist gleich groß, seltener ist die rechte at bedeutend größer als die linke. Platten oft stark konkav, bei *Glenodinium*-ähnlichen Zuständen zart, ohne nachweisbare Areolierung; meistens sind dieselben jedoch sehr dick, mit verdickten Rändern versehen; daher Interkalarstreifen stark hervortretend. Im letzteren Falle ist die Areolierung gut sichtbar, scheinbar in Längsstreifen verlaufend. Tafelränder der Hypovalva manchmal ohne Stachel, oft mit einigen solchen, und seltener mit ganzen Stachelreihen. „Chromatophoren zahlreich, scheibenförmig. Kern länglich, zentral oder links in dem hinteren Teile der Zelle liegend. Die Hülle öffnet sich an dem Hinterende, die Antapikalplatten abwerfend" (Woloszynska).

Beobachtet in folgenden Gewässern:

Mecklenburg: Sumpfsee bei Güstrow.

Mark-Brandenburg: Schlachtensee, Müggelsee, Wannsee bei Berlin.

Posen: Bentschener See, Primenter See, Wollsteiner See (selten), Storchnester See, Witoslawer See, Wojnowitzer See.

Schlesien: Schlawasee bei Schlawa.

Ganz besonders interessant erscheint mir die **Fortpflanzung** von *P. elpatiewskyi*. Bei Besprechung derselben will ich sofort meine Beobachtungen hierüber bei allen untersuchten Formen der Gattung *Peridinium* zusammenfassen. Schilling unterschied 3 Fortpflanzungsarten bei den Peridineen: die Teilung im beweglichen Zustande, diejenige im vorübergehenden Ruhezustande und eine solche im dauernden Ruhezustande. Soweit ich nach meinen Befunden, die leider nur bei Gelegenheit an konserviertem Materiale gewonnen werden konnten, urteilen kann, wird es nicht möglich sein, diese Einteilung aufrecht zu erhalten. Ich schlage daher vorläufig folgende vor:

a) Teilung der Zelle samt ihrer Hülle (Panzer) im beweglichen Zustande (Fig. 51—54, 61, 62). Das ganze *Peridinium* teilt sich in einer Richtung, welche schräg zur Längsachse

gelegen ist und zwar einschließlich des Panzers, welcher nicht zerreißt. Die Platten bleiben alle im Verbande und werden bei der Teilung einzeln sukcessive herausmodelliert; ein Exemplar schiebt sich gleichsam aus dem anderen heraus. Nachgewiesen habe ich diesen Teilungsvorgang bei *P. elpatiewskyi* und *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens* n. var. Diese Art der Teilung tritt sowohl bei älteren Exemplaren mit starken Panzern, wie auch bei ganz jungen auf, die noch in einem *Glenodinium*-ähnlichen Zustande verharren. Auch scheint dieselbe sich bei Tage ungehindert zu vollziehen (bei Nacht liegen bis jetzt keine Beobachtungen vor.)

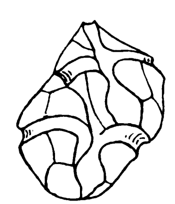
Peridinium elpatiewskyi:

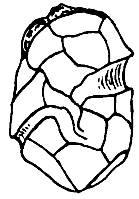
Textfig. 51. Das untere Individuum schiebt sich dorsal aus dem oberen heraus.

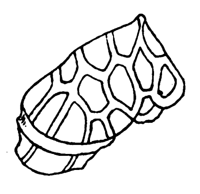
Textfig. 52. Das links unten gelegene Individuum schiebt sich seitlich aus dem rechts oben gelegenen heraus. Die neue Rautenplatte ist bereits angelegt.

Textfig. 53. Zwei sich teilende Individuen von unten gesehen.

Textfig. 54. Seitliche Teilung. Das untere (linke) Individuum erscheint etwas gedreht, die Rautenplatte ist noch nicht neu gebildet.







Textfig. 51. Textfig. 52. Textfig. 53. Textfig. 54.

Textfig. 51—54. *P. elpatiewskyi*. „Teilung der Zelle samt ihrer Hülle (Panzer) im beweglichen Zustande.“ (Textfig. 51, 52 von der Seite gesehen; Textfig. 53 von unten; Textfig. 54 von oben gesehen.)

Peridinium cunningtoni var. *pseudoquadridens:*

Textfig. 61. Teilungsebene seitlich; Rautenplatte des linken Individuums bereits angelegt.

Textfig. 62. Teilungsebene seitlich; ganz junge Individuen, deren Täfelung kaum erkennbar ist.

b) Teilung der Zelle unter Zweiteilung ihrer Hülle (und Regenerierung der Panzerhälften) im beweglichen Zustande. Von Schilling für *Ceratium* nachgewiesen (Diss. Taf. 1). Charakteristisch für diese Form der Teilung ist, daß der Panzer

nicht abgeworfen wird; jede Tochterzelle bekommt eine Panzerhälfte und regeneriert die fehlende.

c) Teilung der nackten Zelle unter Zerreißung und Abwerfung ihrer Hülle. Hierher gehören die von Schilling auf Tafel 2 Fig. 7—10 für *Peridinium tabulatum* (?) geschilderten Vorgänge; dieselben sind von ihm unter der Bezeichnung „Teilung im vorübergehenden Ruhezustande" beschrieben worden. Wenn nun auch die Zelle hierbei durch den Verlust der Geißeln (von Schilling an *Glenodinium* beobachtet) scheinbar äußerlich zur Ruhe kommt, so braucht sie sich damit doch nicht in einem wirklichen Ruhezustande zu befinden, sondern der Lebensprozeß der Teilung kann unaufhaltsam vorwärts gehen, bis er durch äußerlich sichtbare Veränderungen wahrnehmbar wird. In Übereinstimmung hiermit habe ich diesen Teilungsmodus gerade dort vorherrschend angetroffen, wo eine Form in üppigster Vermehrung begriffen war. Deswegen halte ich es für ratsam, die Schilling'sche Bezeichnung fallen zu lassen.

Bevor ich nun auf meine Befunde näher eingehe, sei hier noch erwähnt, daß bei vorstehendem Teilungsvorgang wahrscheinlich stets reichliche Gallertmasse von der sich teilenden Zelle ausgeschieden wird. So konnte ich im Oldendorfer See bei der Stadt Krakow (Mecklenburg) eine Form von *P. cinctum* beobachten, bei welcher die Teilung bereits vollendet war, aber trotzdem die Tochterzellen mit dem alten Panzer durch einen dicken Ringwulst von Gallerte zusammengehalten wurden (Tafel 1 Fig. 13). Bei kleineren Formen (*P. elpatiewskyi* usw.) ist es oft kaum zu entscheiden, ob die Tochterzelle von einer dünnen Gallertschicht umkleidet ist, oder ob ein dünnes Häutchen die beginnende Bildung des Panzers anzeigt (vgl. Tafel 1 Fig. 9—11).

Sehr häufig fand ich nun Formen, von denen ich glaube mit Bestimmtheit sagen zu können, daß sie in den Fortpflanzungskreis von *Peridinium elpatiewskyi* gehören. Wahrscheinlich sind dieselben identisch mit den von Schilling (Diss. 1891 S. 46) erwähnten „ruhenden Formen, welche vollkommen nackt zu sein scheinen." Ich konnte allerdings bei Formen der Gattung *Peridinium* immer nachweisen, daß dieselben mit einem Häutchen oder vielleicht stets (?) mit einer dünnen Gallertschicht umkleidet sind. Ich glaube nun aus dem von mir untersuchten Materiale schließen zu dürfen, daß diese „ruhenden Formen" aus den in großer Anzahl vorhandenen, (meist an der Querfurche) zerbrochenen Panzern stammen (siehe S. 232 bei *P. cinctum* var. *palustre* n. var.): hiermit würde ich mich der Ansicht Schilling's anschließen, welcher auch der Meinung ist,

daß „eine freibewegliche Form ihre Hülle abwirft“ und hierdurch die „nackte ruhende Form“ ins Wasser gerät. Über das Schicksal der letzteren hat Schilling nach seinen Worten nichts erfahren; mir gelang es, eine Teilung solcher nackter Organismen nachzuweisen (Taf. 1 Fig. 10).[1])

Aus diesen Befunden ergibt sich, daß diese „nackten“ d. h. ungepanzerten (freischwimmenden) Formen (Taf. 1 Fig. 9, 10) nicht ruhende Formen sind, sondern daß sie wahrscheinlich Stadien eines Peridiniums während oder nach der Teilung darstellen. Sie sind nach Abwerfung des Panzers ins Freie gelangt; wahrscheinlich beobachtete schon Schilling etwas ähnliches an *P. bipes* (Diss. S. 38). Besonders interessant erscheint mir auch die Beobachtung von Woloszynska (Taf. 10 Fig. 12), welche angibt, daß der Zellinhalt aktiv aus seiner Hülle auswandern kann. Ich konnte diese Beobachtung an lebendem Materiale bestätigen.

Es sei noch besonders darauf hingewiesen, daß bei dem auf Taf. 1 Fig. 10 abgebildeten Teilungsstadium schon eine Querfurche angelegt ist; es scheint daher, als ob dieses Stadium im allgemeinen bereits weiter entwickelt ist, als das auf Taf. 1 Fig. 9 abgebildete.

Eine bloße Vermutung ist es nun, wenn man das in Fig. 10 abgebildete Teilungsstadium von Formen ableiten wollte, wie sie Taf. 1 Fig. 5, 12, Fig. 14, 15 darstellen (vgl. Schilling Diss. S. 47 Taf. II Fig. 25). Hier hat sich der Plasmakörper innerhalb der Wand zusammengezogen (sehr häufig!) und mit einer Gallertmasse eingehüllt. Ein Abwerfen des Panzers auf diesem Stadium ist von mir niemals beobachtet worden; es ist möglich, daß sich der Zellinhalt hier entweder sogleich teilen kann (siehe Taf. 1 Fig. 19), oder auch zur Bildung einer Cyste übergeht (wie es Taf. 1 Fig. 6 anzeigt) und sich dann im „dauernden Ruhezustande“ (nach Schilling) teilt.

Erwähnen muß ich hier noch, daß die „nackten“ Formen, von denen hier die Rede ist, in einem Materiale beobachtet wurden, welches fast eine „Reinkultur“ von *P. elpatiewskyi* und *P. cunningtoni* var. *pseudoquadridens* n. var. darstellte. Es ist mithin möglich, daß genau dieselben Verhältnisse ebenfalls für *P. c.* var. *pseudoquadridens* gelten. Ebenso wurden in dem monotonen Plankton-

[1]) Ebendasselbe beobachtete West bei *P. anglicum*. Die von ihm gegebene Schilderung der Teilung dieses Peridiniums deckt sich genau mit der hier vertretenen Auffassung. — Während der Drucklegung der Arbeit konnte ich an lebendem Materiale die Richtigkeit dieser Auffassung nachweisen. —

materiale aus den Seefeldern bei Bad Reinerz solche nackte Stadien von *P. cinctum* var. *palustre* n. var. beobachtet. Da außer dieser Peridinee andere nicht vorhanden waren, diese aber durch ihre außergewöhnliche Größe (70 μ) sofort auffiel, so halte ich es für erwiesen, daß die auf Taf. 1 Fig. 18 abgebildete nackte Form (fast 60 μ Durchmesser!) ein nacktes Stadium der erwähnten Peridinee darstellt.

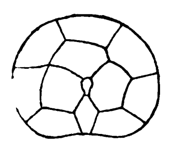
Für erstere Peridineen sind auch ganz zart gepanzerte Jugendformen nachgewiesen worden: Taf. 1 Fig. 11 ist eine solche von *P. elpatiewskyi*, und die Textfiguren 59 und 62 bringen solche von *P. c.* var. *pseudoquadridens.* Von besonderer Wichtigkeit scheint mir die Feststellung zu sein, daß sich sogar diese Jugendformen durch „Teilung samt ihrer Hülle im beweglichen Zustande" wiederum fortpflanzen können (Textfig. 62).

d) Teilung der Zelle innerhalb der Dauercyste (nach Abwerfung der Hülle). Diese Form der Fortpflanzung ist von Schilling „Teilung in dauerndem Ruhezustande" genannt worden und von ihm eingehend beschrieben. Ich konnte dieselbe an *P. aciculiferum* Lemm. beobachten (Taf. 1 Fig. 6—8). Fig. 6 zeigt, daß die Cyste schon innerhalb des unverletzten Panzers ausgebildet sein kann; hier ist die Gallertausscheidung sehr gering.

Dauerzellen sind von *P. elpatiewskyi* nur bei der asiatischen Form beobachtet worden.

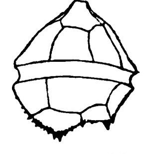
Peridinium elpatiewskyi bildet nun eine große Anzahl von Variationsformen durch Änderung der Epivalvatäfelung. Fig. 33 zeigt uns dieselbe von der Ausgangsform („forma typicum"). Bei Fig. 36 beginnt der zwischen 2 pr und 3 pr gelegene Interkalarstreifen nach der dorsalen Seite weiter zu wandern (forma latissime intercalatum), auf diese Weise geht die Form in die erste Variationsform über, ich nenne sie:

***Peridinium elpatiewskyi* var. *collineatum* n. var.**
Textfig. 37, 38.



Textfig. 37.

Textfig. 37. *P. e.* var. *collineatum* n. var. Epivalvatäfelung.
Textfig. 38. Dass. dorsal.



Textfig. 38.

Sehr häufige Form. Täfelung wie bei der Ausgangsform, nur der zwischen 2 pr und 3 pr gelegene Interkalarstreifen bildet mit

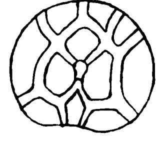
dem zwischen dap und rvap befindlichen Interkalarstreifen eine gerade Linie. Epivalva mit: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap.

Beobachtet am 29. Juli 1917 im Witoslawer und Wojnowitzer See (Posen), zusammen mit der Ausgangsform,

und am 20. August 1917 im Sumpfsee bei Güstrow (Mecklenburg).

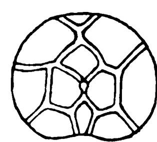
Peridinium elpatiewskyi var. *bicollineatum* n. var.
Textfig. 39.

Bei dieser Variationsform wandert nun außer dem zwischen 2 pr und 3 pr gelegenen Interkalarstreifen auch der zwischen 4 pr und



Textfig. 39.

Textfig. 39. *P. e.* var. *bicollineatum* n. var. Epivalvatäfelung.
Textfig. 40. *P. e.* var. *cruciferum* n. var. Epivalvatäfelung.



Textfig. 40.

5 pr gelegene seitwärts weiter. Diagnose: Epivalvatäfelung 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap. Der zwischen 2 pr und 3 pr gelegene Interkalarstreifen bildet mit dem zwischen dap und rvap befindlichen eine gerade Linie und ebenso bildet der zwischen 4 pr und 5 pr gelegene Interkalarstreifen mit dem zwischen dap und lvap befindlichen eine gerade Linie. Seltene Form.

Beobachtet im Witoslawer See (29. Juli 1917)

Peridinium elpatiewskyi var. *cruciferum* n. var.
Textfig. 40.

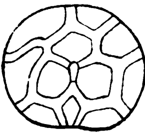
Epivalva mit 7 pr. + 1 r + 2 vap + 1 dap. Die Platte 4 pr sehr klein. Die zwischen 3 pr und 4 pr und zwischen 4 pr und 5 pr gelegenen Interkalarstreifen sind in ihrer oberen Hälfte vereinigt, unten bleiben sie getrennt: hierdurch entsteht der Eindruck einer dichotomischen Teilung. Sonst wie die Ausgangsform.

Witoslawer See (29. Juli 1917).

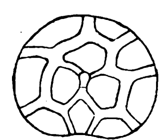
Peridinium elpatiewskyi var. *pseudopenardi* n. var.
Textfig. 41—44.

Diese Varietät umfaßt die Gruppe von Formen, welche entstehen, wenn der zwischen 2 pr und 3 pr gelegene Interkalarstreifen noch über den zwischen dap und rvap gelegenen hinauswandert. (Ableitung von *P. e.* var. *collineatum*!) Hierdurch entstehen Formen, die wie *Peridinium penardi* Lemm. bei dorsaler Ansicht der Epi-

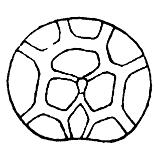
valva stets drei in Längsrichtung verlaufende Interkalarstreifen zwischen dap und Querfurche besitzen. Epivalva: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap. 3 pr und 4 pr verkleinert. Von dap strahlen stets **drei** Interkalarstreifen zur Querfurche aus. Sehr häufige Form.



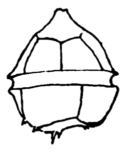
Textfig. 41.



Textfig. 42.



Textfig. 43.



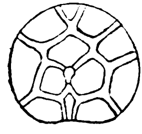
Textfig. 44.

Textfig. 41—43. *P. e.* var. *pseudopenardi* n. var. Epivalvatäfelung. (Textfig. 43 häufigste Form.)
Textfig. 44. Dass. Dorsalansicht.

Witoslawer See, Wojnowitzer See (29. Juli 1917) Storchnester See (15. Juli 1917) Sumpfsee bei Güstrow (Meckl.) (20. August 1917).

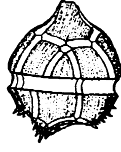
Peridinium elpatiewskyi var. *biradiatum* n. var.

Textfig. 45, 46.



Textfig. 45.

Textfig. 45. *P. e.* var. *biradiatum* n. var. Epivalvatäfelung.
Textfig. 46. Dass. Dorsalansicht.

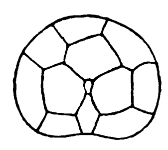


Textfig. 46.

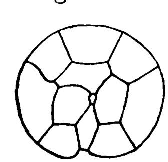
Epivalva wie bei *P. e.* var. *pseudopenardi*, nur ist der bei *P. e.* var. *pseudopenardi* zwischen 3 pr und 4 pr gelegene Interkalarstreifen nochmals dichotomisch gespalten. Epivalva mit 8 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap. 4 pr sehr klein, dreieckig. Seltene Form.
Witoslawer See (29. Juli 1917).

Peridinium elpatiewskyi var. *contortum* n. var.

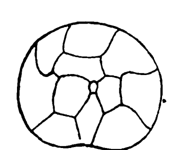
Textfig. 48—49.



Textfig. 47.



Textfig. 48.



Textfig. 49.

Textfig. 48—49. *P. e.* var. *contortum* n. var. Epivalvatäfelung.

Die Epivalvatäfelung entspricht derjenigen von *P. e.* var. *pseudopenardi* (Fig. 47 Übergangsform!) nur ist die dap nach der rechten

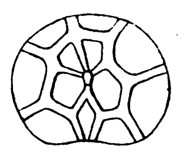
Seite verschoben; hierdurch entsteht der Eindruck, als ob die ganze Epivalvatäfelung in ihrem apikalen Teile im entgegengesetzten Drehungssinne des Uhrzeigers gedreht wäre. Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap.

Witoslawer See (29. Juli 1917) sehr häufig.

Peridinium elpatiewskyi var. *pseudocunningtoni* n. var.

Textfig. 50.

Wie *P. e.* var. *pseudopenardi*, nur ist die dap nochmals geteilt. Hierdurch entsteht eine Form, deren Epivalvatäfelung derjenigen von *P. cunningtoni* (so wie LEMMERMANN sie abbildet) täuschend ähnlich sieht! Der einzige Unterschied zwischen beiden Täfelungen besteht darin, daß bei P. cunningtoni von 1vap nur **ein** Interkalarstreifen zur Querfurche ausstrahlt, während bei *P. e.* var. *pseudocunningtoni* deren **zwei** zur Querfurche ausstrahlen. Doch zeigt die äußere Form der Zelle, daß dieselbe zur Form *P. elpatiewskyi* gehört. Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + **2 dap**. Seltene Form.



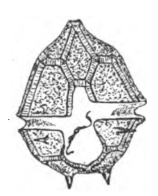
Textfig. 50.
P. e. var. *pseudocunningtoni* n. var.
Epivalvatäfelung.

Sumpfsee bei Güstrow (Mecklenburg) 20. August 1917.

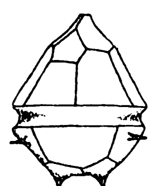
Peridinium cunningtoni var. *pseudoquadridens* n. var.

Textfig. 55—62.

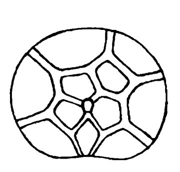
Diese auch bei uns sehr häufige Form ist wohl stets mit *Peridinium quadridens* STEIN verwechselt worden. Wenn man *P. c.* var. *pseudoquadridens* dorsal etwas von der linken Seite ansieht, so gleicht



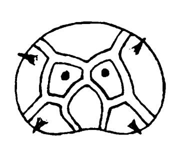
Textfig. 55.



Textfig. 56.



Textfig. 57.

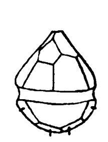


Textfig. 58.

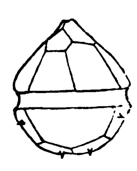
Textfig. 55. *Peridinium cunningtoni* var. *pseudoquadridens* n. var. Ventral.
Textfig. 56. Dass. dorsal.
Textfig. 57. Dass. Epivalvatäfelung.
Textfig. 58. Dass. Hypovalvatäfelung.

diese Form fast genau dem *P. quadridens*. Jedoch sieht man an der Epivalvatäfelung, daß eine der seitlichen ap ausgefallen

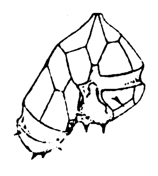
ist, hierdurch rückt die bei *P. quadridens* dorsal liegende, etwas unterhalb des Apex beginnende dap auf die linke Seite. Gleichzeitig hat nun *P. c.* var. *pseudoquadridens* damit nur vier ap, wodurch sie dem *P. cunningtoni* näher steht als dem *P. quadridens*. In Übereinstimmung hiermit ist denn auch gerade von guten Beobachtern



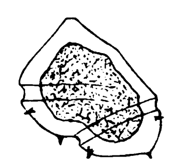
Textfig. 59.



Textfig. 60.



Textfig. 61.



Textfig. 62.

Textfig. 59. *Peridinium cunningtoni* var. *pseudoquadridens* n. var. Junges Exemplar. „Glenodinium-ähnlicher" Zustand. 22 μ lang, 18 μ breit.
Textfig. 60. Dass. Älteres Exemplar. Halbkugelige Hypovalva, kleine Stacheln.
Textfig. 61. Dass. „Teilung der Zelle samt ihrer Hülle (Panzer) im beweglichen Zustande". Älteres Stadium.
Textfig. 62. Dass. Teilung in derselben Weise. Ganz junges Stadium, im „Glenodinium-ähnlichen" Zustande.

vorliegende Varietät oft als *P. cunningtoni* bezeichnet worden. So hat mir, dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Bruno Schröder, sein Material aus dem Viktoria-Nyanza (Afrika) vorgelegen: dasselbe ist von Woloszynska (Hedwigia Bd. LV 1914) bestimmt worden. Dieselbe gibt dort auf S. 206 *Peridinium cunningtoni* Lemm. „in allen Proben zerstreut" an: ich habe mich nunmehr überzeugen können, daß diese afrikanische Form ebenfalls mit *P. c.* var. *pseudoquadridens* identisch ist.

Diagnose: Zellen eiförmig, am Apex etwas zugespitzt, dorsoventral wenig abgeplattet, 26—38 μ lang, 22—30 μ breit. Jugendstadien oft noch kleiner. Apex vorhanden. Querfurche deutlich linkswindend, Längsfurche auf die Epivalva übergreifend, hinten verbreitert, nicht bis zum Hinterende reichend. Epivalva kegelförmig, mit 6 pr + 1 r + 2 vap + 2 dap. Von den 2 dap beginnt die ldap etwas unterhalb des Apex. Hypovalva halbkugelig mit 5 pst und 2 at. Die at sind meist gleich groß, sie können indessen auch vereinzelt ungleich sein (rechte at größer). Die Hypovalva trägt 6 Stacheln, 2 an den vorderen seitlichen pst, 2 an den hinteren seitlichen pst — diese sind seitlich abstehend — dazu 2 in der Mitte der at, längsgerichtet. Bei Jugendstadien Platten kaum areoliert (Glenodinium-ähnliche Zustände), die Hypovalva hier halbkugelig, Stacheln oft nur ganz winzig angedentet. Ältere Formen mit deut-

licher Areolierung. Interkalarstreifen linienförmig bis breit. Chromatophoren gelbbraun.

Vereinzelt finden sich auch Formen mit farbigen Panzern. Taf. 1 Fig. 16: hellere Form; Taf. 1 Fig. 17: dunklere Form.

Wahrscheinlich weit verbreitet. (Virieux bildet aus Frankreich (Franche-Comté) eine Form ab, die genau in der Epivalvatäfelung dem *P. cunningtoni* Lemm. gleicht.) Fortpflanzung: siehe *P. elpatiewskyi*.

Beobachtet in folgenden Gewässern:

Mecklenburg: Sumpfsee und Inselsee bei Güstrow, Kummerower See bei Malchin.

Mark Brandenburg: Schlachtensee und Müggelsee bei Berlin.

Posen: Wollsteiner See, Berzyner See (ganz vereinzelt), Primenter See, Storchnester See, Witoslawer See, Wojnowitzer See, Badeteich bei Lissa.

Schlesien: Schlawasee bei Schlawa.

Afrika: Viktoria Nyanza.

Wir kommen nun zu einer Gruppe von außerordentlich winzigen Peridineen, die sich sehr häufig sowohl in kleineren Teichen als auch in größeren Seen finden. Ihre Größe schwankt um 20 μ; deshalb sind sie oft übersehen und, wenn gefunden, unvollständig gezeichnet worden. Hierhin gehören die von Lemmermann als *P. umbonatum* var. *papilliferum*, *P. pusillum* und *P. inconspicuum* bezeichneten Formen. Zur sicheren Identifizierung derselben kann einzig und allein eine genaue Kenntnis ihrer Epivalvatäfelung führen. Ich habe ähnliche Formen aus den verschiedensten Gewässern nachgeprüft und kann nach meinen Befunden die Epivalvatäfelung stets auf drei Grundtypen zurückführen, welche die Textfig. 63—65 wiedergeben. Konstant finden sich stets (wie bei *P. umbonatum*) 7 pr + 1 r + 2 vap + 3 dap. Diese letzteren (3 dap) werden von Woloszynska bei Formen mit gleicher Täfelung in 1 map und 2 sap getrennt. Die Lage im Plattenverbande ist bei den beiden vap stets die gleiche (weshalb diese in den Textfiguren 63—65 fortgelassen sind), wogegen die 3 dap ihre gegenseitige Lage ändern.

Typus I.
(Textfig. 63).
map reicht mit ihrer ganzen dorsalen Seite bis an die 4 pr.

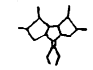
Nach diesem Typus sind gebaut:
(*P. umbonatum* mit var.)
P. pusillum LEMM.
P. inconspicuum LEMM.
P. marchicum LEMM.
(*P. achromaticum* LEV.)
P. goslaviense WOLOSZ.

Typus II.
(Textfig. 64).
map berührt nur mit ihrer dorsalen Ecke die 4 pr: mediane Interkalarstreifen der 3 dap bilden ein Kreuz.

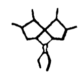
Nach diesem Typus ist gebaut:
P. munusculum var. *contactum* n. var.

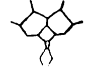
Typus III.
(Textfig. 65).
map reicht nicht bis an die 4 pr: die 2 sap trennen die 1 map von 4 pr, hierdurch entsteht zwischen map und 4 pr ein l ä n g s g e r i c h t e t e r Interkalarstreifen.

Nach diesem Typus sind gebaut:
P. munusculum n. sp.
(*P. tatricum* WOLOSZ.)
(*P. dzieduszycki* (WOLOSZ.)
(*P. lubieniense* (WOLOSZ.)



Textfig. 63.


Textfig. 64.


Textfig. 65.

Textfig. 63—65. Schematische Darstellung der drei Typen der Anordnung der dorsalen Apikalplatten bei der Gruppe *P. munusculum* — *P. m.* var. *contactum* — *P. pusillum* etc.

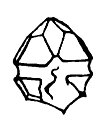
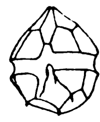
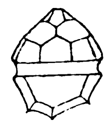
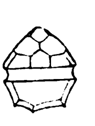
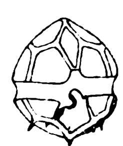
Von den größeren Formen, welche ebenfalls nach vorstehenden Typen gebaut sind, soll hier nicht gesprochen werden. Ich will nur die Formen anführen, welche von mir im deutschen Seenplankton gefunden worden sind. Die bei weitem am häufigsten vorkommende Form war *Peridinium munusculum* n. sp., zusammen mit ihr trat stets *P. munusculum* var. *contactum* n. var. auf (von BACHMANN, Phytopl. d. Süßw. S. 97 Fig. 79 unter dem Namen *P. pusillum* abgebildet!). Seltener fanden sich unter diesen Formen, die identisch mit *P. umbonatum* var. *papilliferum* LEMM. und mit *P. pusillum* LEMM. sein dürften. Es handelte sich hierbei stets um recht konstante Formen, denn kleine Änderungen in der Ausbildung oder Anzahl der Stacheln oder Papillen kann ich nicht als wesentliche Merkmale für eine Form ansehen, wie es von LEMMERMANN in einigen Fällen geschehen ist. Wir beginnen mit der am häufigsten auf-

tretenden Form, deren Epivalvatäfelung nach vorstehendem Typus III gebaut ist.

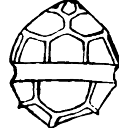
Peridinium munusculum n. sp.

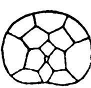
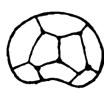
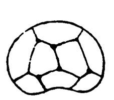
Textfig. 66—74.

Zellen eiförmig, dorsoventral wenig abgeplattet, Epivalva am apikalen Pole etwas zugespitzt, Hypovalva mit 3 stumpfen Ecken, die in der dorsalen und ventralen Ansicht winzige Stacheln tragen. Länge 18—26 μ; Breite 14—22 μ. Apex vorhanden. Querfurche schwach linkswindend, Längsfurche etwas auf die Epivalva

Textfig. 66. Textfig. 67. Textfig. 68. Teotfig. 69. Textfig. 70.



Textfig. 71. Textfig. 72. Textfig. 73. Textfig. 74.

Textfig. 66. *Peridinium munusculum* n. sp. Ventral.

Textfig. 67. Dass. Formausbildung, dem *P. inconspicuum* var. *armatum* LEMM. in der Bestachelung entsprechend.

Textfig. 68. Dass. dorsal.

Textfig. 69. Dass. dorsal; aus dem Viktoria-Nyanza (Afrika).

Textfig. 70. Dass. ventral, aus dem Müggelsee. Größere, dorsoventral weniger zusammengedrückte Form.

Textfig. 71. Dass. dorsal, aus dem Müggelsee. Größere, dorsoventral weniger zusammengedrückte Form.

Textfig. 72. Dass. Epivalvatäfelung.

Textfig. 73. Dass. Hypovalvatäfelung. Die beiden at gleich groß.

Textfig. 74. Dass. Hypovalvatäfelung. Rechte at größer als die linke.

übergreifend, hinten verbreitert, meist bis zum Hinterende reichend. Epivalva kegelförmig, meist etwas größer als die Hypovalva, mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap. Die map reicht nicht bis an die 4. pr. Hypovalva oft schräg ausgerandet, mit 5 pst und 2 at, die meist gleich sind, doch kann die rechte at größer als die linke sein. Die Hypovalva trägt eine nicht konstante Anzahl von kleinen Stacheln an den Kreuzungspunkten der Interkalarstreifen: stets sind 2 am Ende der Längsfurche und rechts davon einer entwickelt; es können aber auch die Kreuzungspunkte der Interkalar-

streifen an der dorsalen Seite mit Stacheln versehen sein. Endlich treten in vereinzelten Fällen auch an der Querfurche links von der Längsfurche Stachelbildungen auf. Platten kaum areoliert, mit Öl-immersion rauh erscheinend. Interkalarstreifen oft schwer sichtbar, meistens linienförmig, manchmal breit.

Weit verbreitete Form. Bisher wohl stets als *P. inconspicuum* Lemm. bezeichnet. Aus der Beschreibung geht hervor, daß (im Schlachtensee bei Berlin) auch Formen beobachtet wurden, die den charakteristischen Stachelbesatz von *P. inconspicuum* var. *armatum* Lemm. trugen. Es wird vorgeschlagen, letztere Varietät zu streichen.

Vorkommen:

Mecklenburg: Inselsee, Sumpfsee, Schwarzer See bei Güstrow. (Im Inselsee fanden sich Formen, die außer den Stacheln noch Papillen trugen.)

Kummerower See bei Malchin.

Mark Brandenburg: Müggelsee (Textfig. 70, 71: diese Form war kugeliger und trug eine Reihe winziger Stachelbildungen an der Hypovalva. 17. 5. 1911). Schlachtensee bei Berlin.

Posen: Primenter See (Mai); Storchnester See, Witoslawer See, Wojnowitzer See bei Lissa.

Schlesien: Altteich bei Trachenberg.

Afrika: Viktoria Nyanza (sehr häufig), Probe 10b, Magata Mfanganu 3. X.

Woloszynska hat diese Form aus dem Viktoria Nyanza nicht angegeben, vielleicht hat sie dieselbe als identisch mit Jugendformen von *P. africanum* angesehen. In der Tat sind sie von solchen, falls nicht der charakteristische Stachel der Hypovalva bei *P. africanum* gut entwickelt ist, kaum zu unterscheiden. Ich halte *P. munusculum* dennoch für eine gute Art.

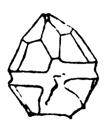
Die von Woloszynska beschriebenen Formen *P. dzieduszycki* und *P. lubieniense* scheinen der Form *P. munusculum* zu entsprechen, doch sind jene bedeutend größer und tragen nicht den charakteristischen Stachelbesatz.

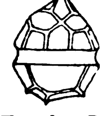
Endlich sei noch erwähnt, daß *P. munusculum*, so sehr es auch dem *P. inconspicuum* Lemm. verwandt sein dürfte, dennoch von dieser Form zu trennen ist, da die Epivalvatäfelung bei letzterer Form (nach Lemmermann's Dorsalansicht) dem Typus I angehört, während dieselbe bei *P. munusculum* zum Typus III gestellt werden muß.

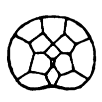
Peridinium munusculum var. *contactum* n. var.

Textfig. 75—77.

Diese Varietät weicht von der Hauptform nur im Bau der dorsalen Platten der Epivalvatäfelung ab. Epivalva mit: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap. Die map berührt mit ihrer dorsalen Ecke die 4 pr: daher bilden die medianen Interkalarstreifen der drei dap ein Kreuz.







Textfig. 75. Textfig. 76. Textfig. 77.

Textfig. 75. *P. m.* var. *contactum* n. var. Ventral.
Textfig. 76. Dass. dorsal.
Textfig. 77. Dass. Epivalvatäfelung.

Häufige Form. Kommt mit *P. munusculum* zusammen vor, und ist wohl als Übergangsform zu *P. pusillum*-ähnlichen Exemplaren aufzufassen. Wie erwähnt, bildet Bachmann diese Form als *P. pusillum* ab.

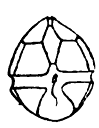
Vorkommen:

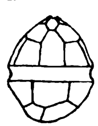
Mecklenburg: Inselsee, Sumpfsee, Schwarzer See bei Güstrow.
Mark Brandenburg: Schlachtensee bei Berlin.
Posen: Primenter See, Witoslawer See, Wojnowitzer See bei Lissa.

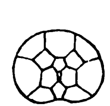
Peridinium pusillum Lemmermann.

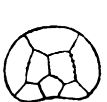
Textfig. 78—81.

In Textfig. 78—81 gebe ich Abbildungen von einer Form, welche als identisch mit *P. pusillum* Lemm. betrachtet werden kann. Sie









Textfig. 78. Textfig. 79. Textfig. 80. Textfig. 81.

Textfig. 78. *Peridinium pusillum* Lemm. Ventral.
Textfig. 79. Dass. dorsal.
Textfig. 80. Dass. Epivalvatäfelung.
Textfig. 81. Dass. Hypovalvatäfelung.

fand sich am 20. August 1917 im Sumpfsee bei Güstrow (Mecklenb.), Länge 20—22 μ, Breite 19—20 μ. Ihre Epivalvatäfelung entspricht dem Typus I, ist daher dieselbe wie bei *P. umbonatum* und seiner Varietät *papilliferum* Lemm. (Die Abbildung derselben in Pascher's Flora, Heft 3 S. 41 Fig. 45c von Schilling (?) gibt diese Täfelung

ohne Apex, was den Tatsachen nicht entspricht. Ebenso ist die dort gegebene Beschreibung dementsprechend zu ändern.) Eine gute Diagnose gibt LEMMERMANN in seiner Kryptogamenflora S. 668. Hinzuzufügen ist nur, daß die beiden at auch etwas ungleich sein können, indem die rechte etwas größer ist als die linke.

Ich bin bis jetzt nicht in der Lage, vorstehende Form von *P. umbonatum* var. *papilliferum* LEMM. scharf abzugrenzen. Die Textfig. 81 zeigt, daß auch bei *P. pusillum* zarte Papillen an den Rändern der at vorkommen. Der einzige Unterschied zwischen beiden Formen scheint nur darin zu bestehen, daß *P. pusillum* keine oder nur zarte Papillen besitzt und nicht über 24 μ lang wird, während *P. umbonatum* var. *papilliferum* viele, gut ausgeprägte Papillen hat und bis 30 μ lang wird.

Eine eingehendere Untersuchung wird hoffentlich später über eine Abgrenzung dieser von verwandten Formen, deren Epivalvatäfelung stets dem Typus I entspricht, Klarheit schaffen.

Nach den vorhandenen Abbildungen zu urteilen, unterscheiden sich *P. inconspicuum*, *P. marchicum* und *P. goslaviense* von den erwähnten Formen nur durch die verschiedene Ausbildung des Stachelbesatzes. Übrigens bildet VIRIEUX (Quelques Algues et quelques Péridiniens de Franche-Comté) eine Form unter der Bezeichnung „*P. aciculiferum*“ ab, die mit der Form *P. goslaviense* WOLOSZ. identisch zu sein scheint.

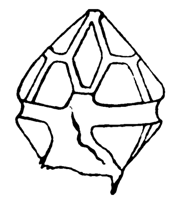
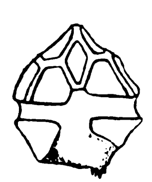
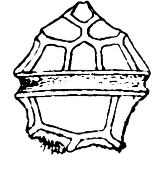
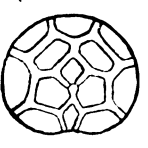
Peridinium africanum LEMM.

Textfig. 82—86.

Zunächst kann hier mitgeteilt werden, daß *P. africanum* LEMM. in großer Menge am 20. August 1917 im Sumpfsee bei Güstrow (Mecklenburg) gefunden wurde (Länge 36 μ, Breite 30 μ!), doch schien seine Vegetationsperiode bereits beendet, und die Zellen abgestorben zu sein. Meines Wissens ist damit diese Form auch zum ersten Male für Europa festgestellt. Daß es sich hier tatsächlich um eine mit *P. africanum* identische Form handelt, konnte ich, dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. BR. SCHRÖDER Breslau, feststellen, welcher mir sein Material aus dem Viktoria-Nyanza zum Vergleiche zur Verfügung stellte.

Bei der Untersuchung der Variationsfähigkeit der Epivalvatäfelung dieser Form stellte sich das interessante Ergebnis heraus, daß auch hier die drei Typen in der Anordnung der dorsalen Apikalplatten vorkommen, welche soeben für *P. munusculum*, seine Varietät *contactum* und *P. pusillum* festgestellt wurden. Indessen konnte ich

die Epivalvatäfelung, welche derjenigen von *P. pusillum* entsprechen würde (Typus I), in dem mecklenburgischen See nicht auffinden und es war deswegen von großem Interesse für mich, als ich dieselbe für eine Form angegeben fand, welche Woloszynska im Plankton des Smreczyński-Teiches (Tatragebirge) fand und mit dem Namen


Textfig. 82. Textfig. 83. Textfig. 84. Textfig. 85. Textfig. 86.

Textfig. 82. *Peridinium africanum* Lemm. Ventral. (Sumpfsee.)
Textfig. 83. Dass. ventral. Zahn in Dornen aufgelöst.
Textfig. 84. Dass. dorsal. Nur mit Dornen.
Textfig. 85. Dass. Epivalvatäfelung.
Textfig. 86. Dass. Hypovalvatäfelung. Beide at fast gleich groß.

P. tatricum var. *spinulosa* n. var. (nach Briquet: Règl. internat. de nomencl. Bot. 1912 p. 59, müßte es besser „var. *spinulosum*" heißen) belegte. Nach meiner Auffassung geht es nicht an, letztere Form systematisch als Varietät zu *P. tatricum* zu stellen, denn sie stimmt bis auf die Anordnung der drei dorsalen Apikalplatten fast vollständig mit *P. africanum* überein.

P. africanum und verwandte Formen würden sich somit folgendermaßen zusammenfassen lassen:

Typus I. (Textfig. 63.)	Typus II. (Textfig. 64.)	Typus III. (Textfig. 65).
map reicht mit ihrer ganzen dorsalen Seite bis an die 4. pr.	map berührt nur mit ihrer dorsalen Ecke die 4 pr: mediane Interkalarstreifen der 3 dap bilden ein Kreuz.	map reicht nicht bis an die 4 pr: die 2 sap trennen die 1 map von 4 pr, hierdurch entsteht zwischen map und 4 pr ein längsgerichteter Interkalarstreifen.
Nach diesem Typus ist gebaut: *P. tatricum* var. *spinulosum* Wolosz.	Nach diesem Typus ist gebaut: *P. africanum* var. *contactum* n. var.	Nach diesem Typus ist gebaut: *P. africanum* Lemm.

Im Verlaufe der Untersuchung konnte ich außerdem bei *P. africanum* noch eine Variationsfähigkeit in betreff der Größe der at und der Ausbildungsweise des für die Art so charakteristischen Zahns auf der linken at feststellen. Nach Lemmermann ist die linke at ganz klein (Woloszynska gibt für *P. tatricum* var. *spinulosum* dasselbe an); ich konnte daneben im Sumpfsee auch Formen feststellen, bei denen die Größe der beiden at nicht sehr differierte (Textfig. 86).

Bevor ich nunmehr über die Ausbildungsweise des Zahns der Hypovalva näheres angebe, seien erst noch zwei neue Varietäten besprochen.

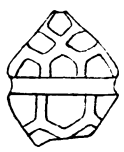
Peridinium africanum var. *contactum* n. var.

Textfig. 87, 88.

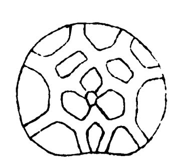
Diese Varietät entspricht genau der Varietät *contactum* von *P. munusculum* in der Anordnung der dorsalen Epivalvatäfelung. Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap. Die map berührt mit ihrer dorsalen Ecke die 4 pr: daher bilden die medianen Interkalarstreifen der drei dap ein Kreuz.

Häufige Form. Kommt mit *P. africanum* zusammen vor und ist wohl Übergangsform zu Exemplaren, die *P. tatricum* var. *spinulosum* Wolosz. ähnlich sind.

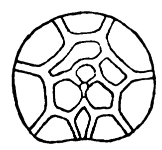
Gefunden im Sumpfsee bei Güstrow (20. August 1917) und im Viktoria-Nyanza (Afrika). Probe 2. Nyango-Ilemba 25. IX.



Textfig. 87.



Textfig. 88.



Textfig. 89.

Textfig. 87. *P. a.* var. *contactum* n. var. Dorsal. (Viktoria-Nyanza.)
Textfig. 88. Dass. Epivalvatäfelung der forma *latissime intercalatum*. (Sumpfsee.)
Textfig. 89. *P. a.* var. *travectum* n. var. Epivalvatäfelung.

Peridinium africanum var. *travectum* n. var.

Textfig. 89.

Diese auffallende Varietät ist wahrscheinlich nach demselben Bildungsmodus entstanden, wie *P. elpatiewskyi* var. *pseudopenardi* n. var., indem nämlich der zwischen 4 pr und 5 pr gelegene Interkalarstreifen nach der rechten Seite hin über den zwischen den beiden

sap gelegenen Interkalarstreifen hinausgewandert ist. Letzterer ist daher nach der linken Seite verschoben und die r. s. a. p bedeutend größer als die l. s. a. p geworden. Epivalva mit: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap. Wie bei *P. elpatiewskyi* var. *pseudopenardi* von der d. a. p, so strahlen hier von der r. s. a. p drei Interkalarstreifen zur Querfurche aus.

Seltene Form. Gefunden im Sumpfsee bei Güstrow (20. August 1917).

Bei allen diesen Formen wechselte die Ausbildungsweise des charakteristischen Zahns an der Hypovalva außerordentlich. Manchmal war derselbe gut ausgebildet (Textfig. 82), oft war er lädiert oder verkümmert, ebenso oft aber war er in eine Stachelleiste aufgelöst (Textfig. 83, 84). Bei solchen Ausbildungsformen fanden sich dann meistens noch weitere Stachelgruppen an den Seiten der Hypovalva. (Diese Formen schlage ich vor „*P. africanum* forma *spinosum*“ zu benennen.)

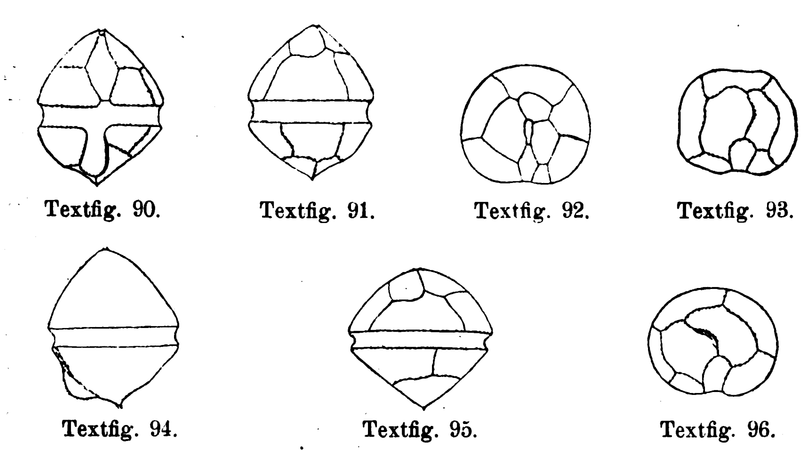
Der letzte Befund scheint mir deswegen außerordentlich wichtig, weil hierdurch fast jeder Unterschied zwischen *P. africanum* und solchen Ausbildungsformen von *P. munusculum* wie sie die Fig. 70 u. 71 aus dem Müggelsee darstellen (dieselben waren größer und besaßen mehr Stacheln), ausgelöscht wird. Ich bin daher zu der Auffassung gelangt, daß die Gruppe *P. munusculum* — var. *contactum* — *pusillum* und die Gruppe *P. africanum* — var. *contactum* — *P. tatricum* var. *spinulosum* eine große außerordentlich variationsfähige Formengruppe darstellen. Dieselbe ließe sich dann folgendermaßen veranschaulichen:

Epivalvatäfelung entspricht dem:	ohne Zahn an der Hypovalva	mit Zahn an der Hypovalva
Typus I.	*P. umbonatum* var. *papilliferum* *P. pusillum* etc.	*P. tatricum* var. *spinulosum*
Typus II.	*P. munusculum* var. *contactum*	*P. africanum* var. *contactum*
Typus III.	*P. munusculum* etc.	*P. africanum*

Peridinium berolinense Lemmermann.

Textfig. 90—96.

Die Epivalvatäfelung, welche bisher unbekannt war, ist bereits von Woloszynska publiziert worden. Ich schließe mich ihren Ausführungen an und brauche nur noch einiges über die Variationsfähigkeit dieser Form hinzuzufügen. Dieselbe ist außerordentlich groß in der äußeren Formausbildung; ziemlich konstant ist die Anordnung der Platten. Auch ich fand Formen, welche der var. *apiculata* Lemm. ähnlich waren. Eine besonders abweichende Form gibt



Textfig. 90. Textfig. 91. Textfig. 92. Textfig. 93.

Textfig. 94. Textfig. 95. Textfig. 96.

Textfig. 90. *Peridinium berolinense* Lemm. Ventral. (Schloßgraben zu Münster i. W.)
Textfig. 91. Dass. dorsal.
Textfig. 92. Epivalvatäfelung.
Textfig. 93. Dass. Hypovalvatäfelung.
Textfig. 94. Dass. Habitusbild von der Seite.
Textfig. 95. Dass. Forma. Dorsal.
Textfig. 96. Dass. Forma. Hypovalvatäfelung.

Textfig. 95, 96 wieder. Da alle möglichen Übergänge vorkommen, so dürfte es nützlich sein, die Lemmermann'sche var. *apiculata* zu streichen.

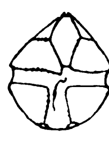
Im übrigen konnte ich nur eine Veränderlichkeit der Hypovalvatäfelung nachweisen. Dieselbe kann dem allgemeinen Plane bei den Peridineen entsprechen (linke at meist etwas größer als die rechte, Textfig. 93), oder es kann eine Drehung der beiden at eintreten, wie es Textfig. 96 darstellt. (Siehe auch Woloszynska, Pl. 13 Fig. 26.)

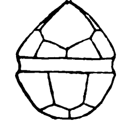
Schloßgraben zu Münster i. Westf. 11. Sept. 1912.

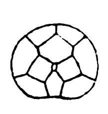
Peridinium penardi LEMM.

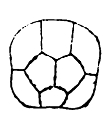
Textfig. 97—100.

Es dürfte zweckmäßig sein, hier möglichst naturgetreue Abbildungen dieser Form beizufügen. Diagnose bekannt. Die kleine Platte, welche sich nach SCHILLING (PASCHER's Süßwasserflora Heft 3) zwischen die drei Apikalplatten einkeilt, ist nicht vorhanden; der Apex ist so gebaut, wie von mir auf S. 7 angegeben wurde.


Textfig. 97.


Textfig. 98.


Textfig. 99.


Textfig. 100.

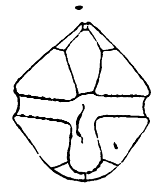
Textfig. 97. *Peridinium penardi* LEMM. Ventral. (Müggelsee.)
Textfig. 98. Dass. dorsal.
Textfig. 99. Dass. Epivalvatäfelung. (Form mit mehr kreisförmigem Querschnitt.) (Kummerower See.)
Textfig. 100. Dass. Hypovalvatäfelung. (Form mit mehr vierkantigem Querschnitt.) (Müggelsee.)

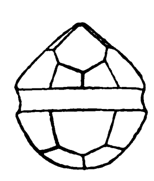
LEMMERMANN erwähnt, daß die Längsfurche auf die Hypovalva beschränkt sei, sie greift indessen noch ein klein wenig auf die Epivalva über.

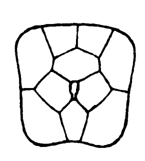
Täfelung sehr konstant. Ich konnte nur eine kleine Veränderung der äußeren Form nachweisen, welche vom Apex aus gesehen mehr vierkantig mit abgerundeten Ecken (Textfig. 100) oder fast kreisförmig (Textfig. 99) ist.

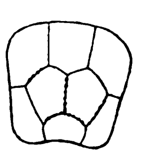
Vorkommen:

Kummerower See bei Malchin (Mecklenburg) Juli 1917.
Rhein, am Loreleyfelsen. Juli 1907.
Müggelsee bei Berlin. 17. Mai 1911.
Bentschener See (Posen). 16. Okt. 1917.


Textfig. 101.


Textfig. 102.


Textfig. 103.


Textfig. 104.

Textfig. 101. *Peridinium penardi* forma *maior* n. f. aus dem Kummerower See. Ventral.
Textfig. 102. Dass. dorsal.
Textfig. 103. Dass. Epivalvatäfelung.
Textfig. 104. Dass. Hypovalvatäfelung.

Peridinium penardi forma *maior* n. f.

Textfig. 101—104.

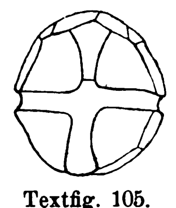
Entspricht genau der vorigen Form, nur ist dieselbe größer und hat stets den erwähnten vierkantigen Querschnitt mit abgerundeten Ecken. Größe: 36—38 μ lang, 32—34 μ breit.

Kummerower See bei Malchin (Mecklenb.) Juli 1917.

Peridinium witoslawi n. sp.

Textfig. 105—106.

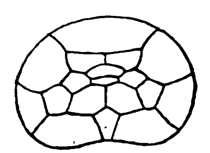
Zellen elliptisch, ca. 40 μ lang, 35 μ breit, dorsoventral abgeplattet, Apex fehlt. Querfurche schwach linkswindend, Längsfurche wenig (?) auf die Epivalva übergreifend, hinten wenig verbreitert,



Textfig. 105.

Textfig. 105. *Peridinium witoslawi* n. sp. Ventral

Textfig. 106. Dass. Epivalvatäfelung.



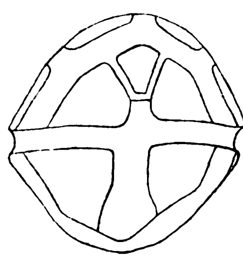
Textfig. 106.

bis zum Hinterende reichend. Valven fast gleich groß, Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 2 sap + 4 map + 2 dap. Die 2 vap liegen mit den 2 sap fast in einer Linie; von den 4 map liegen die beiden mittelsten in dorsoventraler Richtung hintereinander. Hypovalva mit 5 pst und 2 at. Platten fein areoliert (?), sehr zart und dünn.

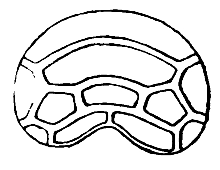
Witoslawer See bei Lissa (Posen). 29. Juli 1917.

Peridinium güstrowiense forma *sinuatum* n. f.

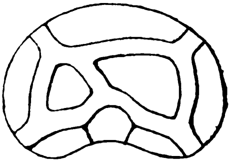
Textfig. 107—110.



Textfig. 107. Textfig. 108.



Textfig. 109.



Textfig. 110.

Textfig. 107. *Peridinium güstrowiense* forma *sinuatum* n. f. Ventral.

Textfig. 108. Dass. dorsal.

Textfig. 109. Dass. Epivalva in natürlicher Ansicht.

Textfig. 110. Dass. Hypovalvatäfelung.

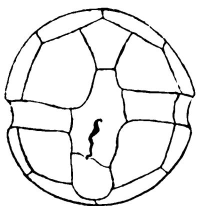
Entspricht fast genau der Form *P. güstrowiense mihi*, nur ist vorliegende Form ventral stark eingebuchtet (s. Textfig. 109), so daß die Rautenplatte vom apikalen Pole unsichtbar ist und die 2 vap knieförmig eingebogen sind, wie bei *P. willei* var. *geniculatum mihi*. Sonst wie *P. güstrowiense mihi*. (Siehe die Abb. 6 in meiner Arbeit über „*P. güstrowiense*“. Archiv f. Hydrob. u. Planktonk. Bd. XI 1916.)

Beobachtet im Plankton des Viktoria-Nyanza (Afrika), (Probe 6, nach der Arbeit von Woloszynska in Hedwigia, Bd. LV 1914), zusammen mit typischen Exemplaren von *P. güstrowiense mihi*.

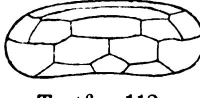
Peridinium güstrowiense forma *compressum* n. f.

Textfig. 111–113.

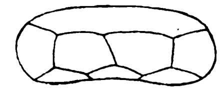
Zellen fast kreisrund, 42 μ lang, fast ebenso breit, dorsoventral sehr stark abgeplattet. Apex fehlt. Querfurche linkswindend, Längsfurche auf die Epivalva übergreifend, kaum bis zum



Textfig. 111.



Textfig. 112.



Textfig. 113.

Textfig. 111. *Peridinium güstrowiense* forma *compressum* n. f. Ventral.
Textfig. 112. Dass. Epivalva in natürlicher Ansicht.
Textfig. 113. Dass. Hypovalva in natürlicher Ansicht.

Hinterende reichend. Valven fast gleich groß; Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 3 map + 1 dap. Die ventrale und mittlere Apikalplattenreihe sind je in einer Linie angeordnet. Hypovalva mit 5 pst und 2 at, von denen die rechte die größere ist. Platten zart, fein areoliert (?).

Wahrscheinlich ist diese Form als Variationsform zu *P. güstrowiense* mihi aufzufassen.

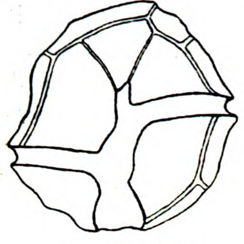
Witoslawer See (Posen) 29. Juli 1917.

Peridinium rhenanum n. sp.

Textfig. 114, 115.

Zellen fast kugelig, Länge 48—54 μ, Breite 44—48 μ, dorsoventral etwas zusammengedrückt. Apex fehlt. Querfurche sehr stark links windend, Längsfurche auf die Epivalva übergreifend, auf der Hypovalva etwas verbreitert, bis zum Hinterende reichend. Epivalva größer als die Hypovalva, mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 3 map + 2 dap. Es ist die rmap stets größer als die lmap; ebenso rdap

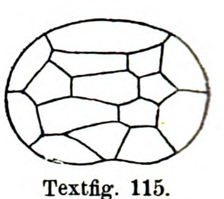
größer als ldap und rvap größer als lvap. Daher die Rautenplatte am oberen Ende unsymmetrisch. Hypovalva am Ende der Längsfurche schwach ausgerandet, mit 5 pst und 2 at, von denen die



Textfig. 114.

Textfig. 114.
Peridinium rhenanum n. sp. Ventral.

Textfig. 115.
Dass. Epivalvatäfelung.



Textfig. 115.

rechte ganz bedeutend größer als die linke ist. Tafeln sehr stark, kräftig areoliert. Chromatophoren bräunlich.

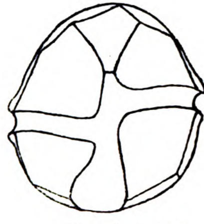
Dorsal gesehen, von *Peridinium cinctum* kaum zu unterscheiden. Sonst *P. güstrowiense* mihi sehr ähnlich.

Rheinplankton, Buchten am Loreley-Felsen. Juli 1907. Das von Herrn Professor Marsson gefischte Material wurde mir durch Herrn Professor R. Kolkwitz liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt.

Peridinium germanicum n. sp.

Textfig. 116, 117.

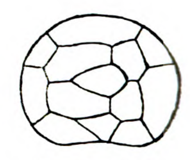
Zellen oval, 42 μ lang, 40 μ breit, dorsoventral etwas zusammengedrückt. Apex fehlt. Querfurche stark links windend; Längsfurche auf die Epivalva übergreifend, auf der Hypovalva verbreitert, bis zum Hinterende reichend. Valven fast gleich groß; Epivalva halb-



Textfig. 116.

Textfig. 116.
Peridinium germanicum n. sp. Ventral.

Textfig. 117.
Dass. Epivalvatäfelung.



Textfig. 117.

kugelig mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 dap. Rechte vap und rdap größer als die linke, daher die Rautenplatte am oberen Ende etwas unsymmetrisch. Hypovalva halbkugelig mit 5 pst und 2 at, von denen die rechte meist etwas größer als die linke ist. Tafeln kräftig areoliert. Chromatophoren bräunlich.

Abgesehen von der Epivalvatäfelung ist die Form ähnlich *P.*

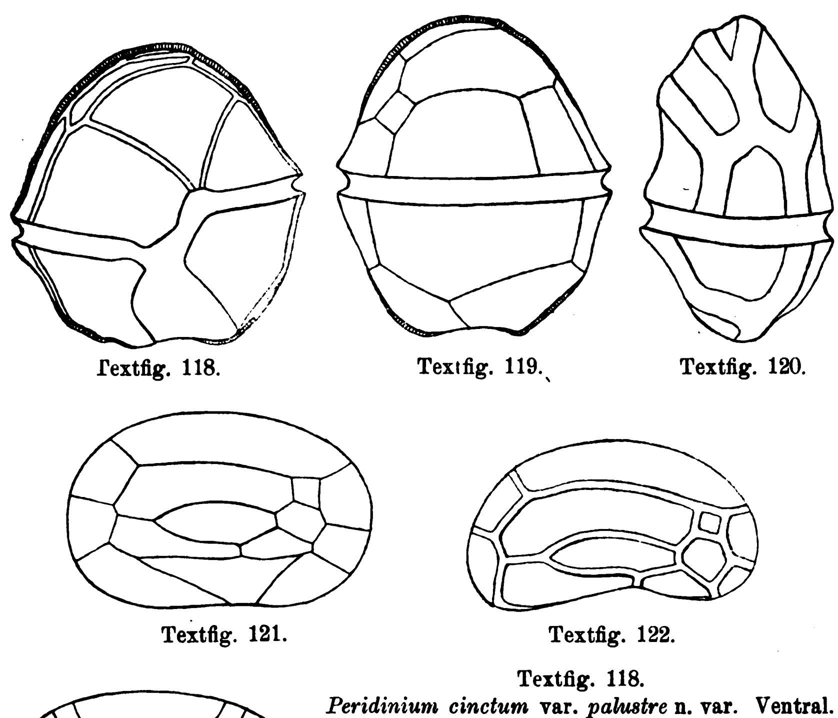
cinctum gebaut. Von letzterer ist sie in der Ansicht von der dorsalen Seite und von unten (Hypovalva) kaum zu unterscheiden.

Witoslawer See (Posen) 29. Juli 1917.

Peridinium cinctum var. *palustre* n. var.

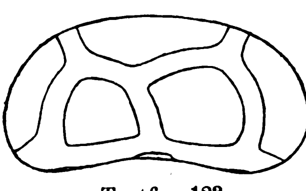
Textfig. 118—123; Taf. 1, Fig. 18.

Zellen fast kreisrund, mit etwas abgestutzter Hypovalva, dorsoventral vollständig plattgedrückt, 70 μ lang 66 μ breit. Apex fehlt. Querfurche stark linkswindend; Längsfurche kaum auf die



Textfig. 118. Textfig. 119. Textfig. 120.

Textfig. 121. Textfig. 122.



Textfig. 123.

Textfig. 118.
Peridinium cinctum var. *palustre* n. var. Ventral.
Textfig. 119. Dass. dorsal.
Textfig. 120. Dass. Von der rechten Seite.
Textfig. 121. Dass. Epivalvatäfelung.
Textfig. 122.
Dass. Epivalvatäfelung in natürlicher Ansicht.
Textfig. 123. Dass. Hypovalvatäfelung.

Epivalva übergreifend, bis zum Hinterende reichend, auf der Hypovalva stark verbreitert und in ihrer Mitte zur linken Seite umgeknickt: dies rührt von der Asymmetrie der ventralen Panzerhälfte her, bei welcher die Rautenplatte aus der Längsachse etwas nach

der linken Seite verschoben ist. Valven fast gleich groß; Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 2 map + 2 dap. Die rvap ist größer als die lvap und die rdap erstreckt sich bis zur lmap, so daß die ldap zu einer sehr kleinen quadratischen Platte reduziert ist. Die Form ist auf der ventralen Seite etwas eingebuchtet, so daß die Rautenplatte vom apikalen Pole unsichtbar ist. Die Plattenränder, besonders die Epivalva tragen schmale hyaline Kämme, die scheinbar durch Stacheln versteift sind. Hypovalva am Ende der Längsfurche schwach ausgerandet, mit 5 pst und 2 at, von denen die rechte die größere ist. Tafeln sehr stark, kräftig areoliert, oft mit breiten Interkalarstreifen. Chromatophoren gelbbräunlich. Dauerzellen unbekannt.

Auch von dieser Form wurden Exemplare beobachtet, deren Plasmakörper sich innerhalb der Wandung etwas zusammengezogen hatte (Gallertmasse wahrscheinlich vorhanden); daneben fanden sich sehr große (entsprechend der Größe der Form) kugelige „nackte (ruhende) Formen“ (siehe S. 232), die mit einer Gallertmasse umkleidet waren.

Am 29. Juli 1917 im südlichen Teile des Moores: Seefelder bei Bad Reinerz (Schlesien) von Herrn Dr. Schröder gesammelt und mir von demselben freundlichst zur Verfügung gestellt.

Gruppe: ***Peridinium-laeve-marssoni-anglicum.***

Wenn es mir bisher auch noch nicht gelungen ist, das typische *Peridinium anglicum* zu sehen, wie es von G. S. West beschrieben wurde, so fand ich doch Übergangsformen und kann somit nach meinen Befunden und nach den vorhandenen Abbildungen feststellen, daß die Formen *Peridinium laeve, P. marssoni,* (*P. palatinum?*), *P. marssoni* var. *contactum* n. var. und *P. anglicum* stets ein und dieselbe, außerordentlich variationsfähige Form darstellen, mithin eine besondere Speziesbezeichnung für *P. marssoni* und *P. anglicum* kaum aufrecht zu erhalten ist. Viel eher würde ich geneigt sein, anderen seltsamen Variationsformen von *P. laeve,* die ich mitteilen werde, gesonderte Speziesbezeichnungen beizulegen.

Zuerst ein Wort über die bisher veröffentlichten Diagnosen. Die von Lauterborn für *P. palatinum* gegebene Diagnose paßt so gut auf *P. marssoni,* daß es bei einer so variationsfähigen Form kaum Wert haben dürfte, diese von Lauterborn angegebene Speziesbezeichnung aufrecht zu erhalten, bevor nicht durch Abbildungen klargestellt ist, daß die besondere Bezeichnung gerechtfertigt erscheint. Die Diagnosen der übrigen Formen sind einer Revision zu unterziehen.

Bisher wurde angegeben:

Peridinium	Apex	at	Platten
laeve HUITF.-KAAS	fehlend	gleich groß	? (Plattenränder mit Stacheln)
marssoni LEMM.	fehlend	linke at größer	konkav geformt, mit Flügelleisten eingefaßt
anglicum G. S. WEST	fehlend	gleich groß	konvex geformt, nicht mit Flügelleisten eingefaßt

Diese Einteilungsweise ist nicht aufrecht zu erhalten, denn die für *P. anglicum* angegebenen Merkmale kommen auch bei *P. marssoni* vor und wahrscheinlich auch umgekehrt. Wie mitgeteilt, haben wir überall ein und dieselbe außerordentlich variationsfähige Form vor uns, und es erscheint mir nur auf Grund der von mir gegebenen Auffassung von der Variationsbildung innerhalb der Gattung *Peridinium* möglich, eine Ordnung in das Gewirre der von mir beobachteten, hierher gehörigen Formausbildungen zu bringen.

Zunächst sei folgendes festgestellt. Die Größe und Lage der beiden Antapikalplatten ändert sich beständig innerhalb geringer Grenzen. Man kann sagen, dieselben sind stets fast gleich groß und haben die Neigung, sich (vom antapikalen Pole gesehen) etwas im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers zu drehen. Überall kommen auch Formen vor, bei denen die linke at ein wenig größer ist, als die rechte (auch bei *P. laeve*).

Auf die Konkavität oder Konvexität der Platten ist bisher zu viel Gewicht gelegt worden; die Entscheidung darüber, welche Form man vor sich hat, kann einzig und allein auf Grund des Baues der Epivalvatäfelung getroffen werden. Um dieses zu zeigen, habe ich auf Textfig. 130 und 131 eine Form von *P. marssoni* aus dem Lietzensee bei Charlottenburg abgebildet, welche teilweise stark konvexe Platten hat, Textfig. 133 zeigt eine solche aus dem Primenter See (Posen) mit konkaven Platten. Die Bestachelung der Hypovalva wechselt bei allen Formen außerordentlich, ebenso die Ausbildung der Flügelleisten („Stacheln") an den Plattenrändern. *P. laeve* scheint bisher bei uns nur selten gefunden zu sein: es pflegt stets das *P. marssoni* zu

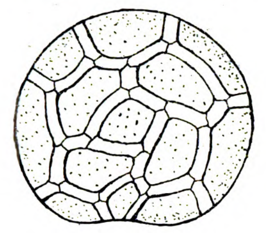
begleiten, doch in geringerer Individuenzahl. Der Apex fehlt bei allen diesen Formen d. h. es ist kein wirklicher Apex vorhanden, wie er auf S. 7 beschrieben wurde; dennoch kann eine deutliche Spitzenbildung am vorderen Pole auftreten (siehe Textfig. 132!), welche ich einen Pseudoapex nenne (ohne Öffnung!).

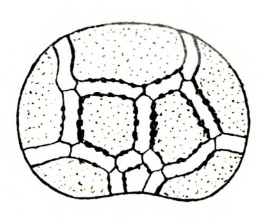
Als Ausgangsform bezeichne ich:

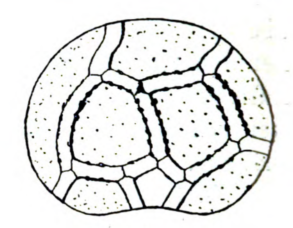
Peridinium laeve Huitf.-Kaas.

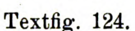
Textfig. 124—126.

Diagnose: Zellen von ellipsoidischer Form, dorsoventral wenig zusammengedrückt, in verschiedenen Gewässern in zwei Größen vorkommend: entweder ca. 30 μ lang, ca. 28 μ breit oder 47—55 μ lang, 41—48 μ breit. Apex fehlt, Pseudoapex meist weniger stark hervortretend. Querfurche manchmal weniger, oft stark linkswindend; Längsfurche wenig auf die Epivalva übergreifend, bis zum Hinterende reichend, auf der Hypovalva etwas verbreitert und in ihrer









Textfig. 124. Textfig. 125. Textfig. 126.

Textfig. 124. *Peridinium laeve* Huitf.-Kaas. Epivalvatäfelung. (Schloßgraben zu Münster i. W.)
Textfig. 125. Dass. Hypovalvatäfelung. Die beiden at fast gleich groß.
Textfig. 126. Dass. Hypovalvatäfelung. Linke at etwas größer als die rechte!

Mitte oft zur linken Seite umgeknickt: dies rührt von der Asymmetrie der ventralen Panzerhälfte her, bei welcher die Rautenplatte aus der Längsachse stark nach der linken Seite verschoben ist. Valven fast gleich groß; Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 dap. Alle Apikalplatten fast gleich groß, die map viereckig! Hypovalva halbkugelig, mit 5 pst und 2 at, von denen die linke at manchmal etwas größer sein kann als die rechte. Tafeln oft eckig und warzig, Plattenränder mit mehr oder weniger gut ausgeprägten scharfen Flügelleisten versehen; Tafelränder der Hypovalva dicht mit Stacheln besetzt. (Schnell durch Hitze getrocknete Präparate!) Platten nicht areoliert, sondern mit feinen Stacheln besetzt; Interkalarstreifen linienförmig bis sehr breit (Text-

fig. 136), nicht quergestreift (nur von den Ecken der Tafeln je ein Streifen ausstrahlend). Chromatophoren scheibenförmig (oft deutlich stäbchenförmig?) strahlig (radial) angeordnet, hellbraun, in moorigen Gewässern oft dunkelbraun. Augenfleck fehlt. Fortpflanzung siehe *P. l.* subsp. *marssoni*. Besonders im Frühjahre (Mai) auftretend.

Schloßgraben zu Münster i. Westf. 11. Sept. 1912.
Müggelsee bei Berlin 17. Mai 1911.
Lietzensee bei Charlottenburg 5. Jan. 1916.
Teich des Parkrestaurants Südende bei Berlin 13. Nov. 1917.
Primenter See (Posen) 20. Mai 1917.

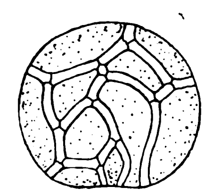
Peridinium laeve var. *stylatum* n. var.

Textfig. 127.

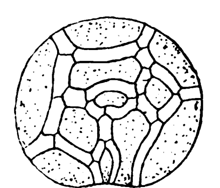
Von *P. laeve* nur durch den Bau der Epivalva abweichend. Epivalva mit 6 pr + 1 r + 1 vap + 2 dap. 6 pr bis an den apikalen Pol reichend! rdap stark auf die rechte Seite verschoben. Pseudoapex wenig hervortretend.

Von *P. laeve* abzuleiten durch Verschmelzung der beiden von der rdap zur Querfurche ausstrahlenden Interkalarsteifen und Ausfall der zwischen map, lvap und 7 pr gelegenen Interkalarsteifen.

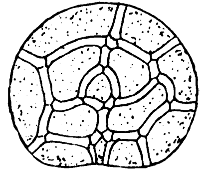
Schloßgraben zu Münster i. Westf. 11. Sept. 1912.



Textfig. 127.



Textfig. 128.



Textfig. 129.

Textfig. 127. *Peridinium laeve* var. *stylatum* n. var. Epivalvatäfelung.
Textfig. 128. *P. l.* var. *paradoxum* n. var. Epivalvatäfelung.
Textfig. 129. *P. l.* var. *bitravectum* n. var. Epivalvatäfelung.

Peridinium laeve var. *paradoxum* n. var.

Textfig. 128.

Ebenfalls durch den Bau der Epivalva von *P. laeve* abweichend. Epivalva mit 6 pr + 1 r + 1 vap + 1 map + 2 dap. 6 pr bis an die map reichend! ldap stark auf die linke Seite verschoben, viel kleiner als rdap. Pseudoapex wenig hervortretend.

Von *P. laeve* abzuleiten durch Verschmelzung der beiden von der ldap zur Querfurche ausstrahlenden Interkalarstreifea und Ausfall des zwischen 7 pr und lvap gelegenen Interkalarstreifens.

Teich des Parkrestaurants Südende bei Berlin 13. Nov. 1917.

Peridinium laeve var. *bitravectum* n. var.

Textfig. 129.

Ebenfalls durch den Bau der Epivalva von *P. laeve* abweichend. Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 dap. Aus *P. laeve* entsteht vorliegende Varietät, wenn wir annehmen, daß der zwischen 5 pr und 6 pr gelegene Interkalarstreifen über den zwischen lvap und ldap gelegenen hinausgewandert und gleichzeitig der zwischen 3 pr und 4 pr gelegene Interkalarstreifen über den zwischen rdap und ldap gelegenen hinausgewandert ist.

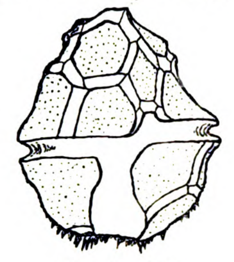
Teich des Parkrestaurants Südende bei Berlin. 13. Nov. 1907.

Eine Durchführung der Nomenklatur nach einem einheitlichen Prinzipe und eine ausführliche Darstellung dieser und ähnlicher Variationsformen behalte ich mir vor.

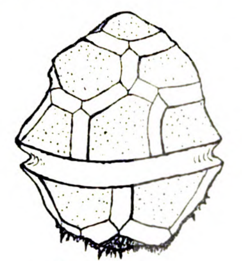
Peridinium laeve subsp. *marssoni* = *P. marssoni* aut.

Textfig. 130—138.

Von *P. laeve* mit Sicherheit nur auf Grund der Epivalvatäfelung zu unterscheiden. Epivalva auch hier mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 dap; unterscheidet sich von *P. laeve* nur



Textfig. 130.



Textfig. 131.



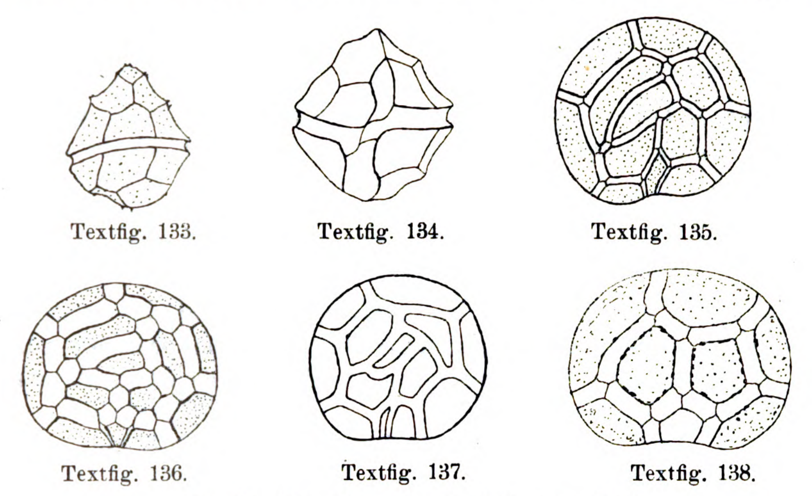
Textfig. 132.

Textfig. 130. *P. l.* subsp. *marssoni* = *P. marssoni* aut. Ventral. (Lietzensee.) 50 μ lang, 44 μ breit.
Textfig. 131. Dass. dorsal.
Textfig. 132. Dass. ventral. (Kleine Form.) (Primenter See.) 30 μ lang; ca. 28 μ breit.

durch die Form der map, welche in der Form etwa eines langgestreckten gleichschenkligen Dreiecks sich von der dorsalen Seite hinter dem Pseudoapex entlang zur rechten ventralen Seite erstreckt. Dort wo der von der Rautenplatte zum Pol verlaufende Interkalarstreifen an die map stößt (auf dem Treffpunkte dreier Interkalarstreifen), befindet sich der Pseudoapex (eine Spitze ohne Öffnung), der bei dieser Form

meist viel deutlicher hervortritt, als bei *P. laeve.* Die Rautenplatte ist so steil aufgerichtet, daß man sie vom apikalen Pole meist nicht sieht. Von den beiden at ist bei dieser Form die linke häufig größer als die rechte. Interkalarstreifen linienförmig bis manchmal sehr breit (siehe Textfig. 136).

Dauerzellen anscheinend noch nicht beobachtet. Auch bei dieser Form scheint die „Teilung der nackten Zelle unter Zerreißung und



Textfig. 133. Textfig. 134. Textfig. 135.

Textfig. 136. Textfig. 137. Textfig. 138.

Textfig. 133. Dass. dorsal. (Primenter See.)
Textfig. 134. Dass. Junges Exemplar der großen Form aus dem Lietzensee. Ventral.
Textfig. 135. Dass. Epivalvatäfelung. (Forma *late intercalatum.*)
Textfig. 136. Dass. Epivalvatäfelung. (Forma *latissime intercalatum.*) (Primenter See.)
Textfig. 137. Dass. Epivalvatäfelung. Forma.
Textfig. 138. Dass. Hypovalvatäfelung. (Linke at etwas größer als die rechte.)

Abwerfung ihrer Hülle“ (S. 230 und S. 231 Anm. für *P. anglicum*!) häufig vorzukommen. Ich beobachtete dieselbe im Teiche des Parkrestaurants Südende bei Berlin (auch an *P. laeve*) am 13. Nov. 1917 (siehe Taf. 1 Fig. 19). Das Material wurde mir von Herrn Prof. R. Kolkwitz freundlichst zur Verfügung gestellt.

In allen bei *P. laeve* erwähnten Gewässern beobachtet.

Peridinium laeve subsp. *marssoni* forma *cristatum* n. f.

Taf. 1 Fig. 20—22.

Unterscheidet sich von *P. laeve* subsp. *marssoni* durch eine außerordentlich in die Länge gezogene Rautenplatte, die manchmal keilförmig (siehe Taf. 1 Fig. 20), manchmal sogar nur linienförmig

(dorts. Fig. 22) gestaltet ist, ferner durch einen viel stärkeren, groben Stachelbesatz an der Hypovalva, sowie vor allem durch hohe, sehr auffallende, hyaline Kämme an den Plattenrändern der Epivalva, die an den Interkalarstreifen durch Stachelbildungen noch besonders versteift erscheinen.

Schloßgraben zu Münster i. Westf. 11. Sept. 1912. Das Material verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Schaedel.

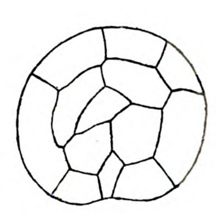
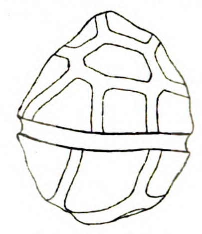
***Peridinium laeve* subsp. *marssoni* var. *β-collineatum* n. var.**

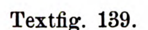
Textfig. 139.

Auch *P. laeve* snbsp. *marssoni* bildet *collineatum*-Formen, wie wir sie bei *P. elpatiewskyi* var. *collineatum* bereits kennen gelernt haben. Ich bezeichne diese Form als *β-collineatum*, weil der zwischen 4 pr und 5 pr gelegene Interkalarstreifen mit dem zwischen rdap und ldap gelegenen eine grade Linie bildet. Sonst wie *P. laeve* subsp. *marssoni*.

(Formen, wie sie sicher vorkommen, bei denen der zwischen 3 pr und 4 pr gelegene Interkalarstreifen mit dem zwischen rdap und ldap gelegenen eine gerade Linie bildet, werde ich in Zukunft *α-collineatum* benennen.)

Teich des Parkrestaurants Südende bei Berlin 13. Nov. 1917.



Textfig. 139. Textfig. 140. Textfig. 141.

Textfig. 139. *P. l. s. marssoni* var. *β-collineatum* n. var. Epivalvatäfelung.
Textfig. 140. *P. l.* s. *marssoni* var. *β-travectum* n. var. Epivalvatäfelung.
Textfig. 141. Dass. dorsal, etwas von der linken Seite gesehen.

***Peridinium laeve* subsp. *marssoni* var. (*β-*)*travectum* n. var.**

Textfig. 140, 141.

Entspricht dem Prinzipe der Bildung nach der *travectum*-Form von *P. africanum*. Der zwischen 3 pr und 4 pr gelegene Interkalarstreifen ist noch über den zwischen rdap und ldap gelegenen hinausgewandert. Hierdurch ist ldap etwas vergrößert. Wie bei *P. elpatiewskyi* var. *pseudopenardi* von der dap, so strahlen hier von der ldap drei Interkalarstreifen zur Querfurche aus.

(Sollten Formen gefunden werden, bei denen von der rdap drei Interkalarstreifen ausstrahlen, so würden dieselben mit „var. *α-travectum*" zu bezeichnen sein.)

Teich des Parkrestaurants Südende bei Berlin 13. Nov. 1917.

Peridinium laeve subsp. *marssoni* var. *contactum* n. var.

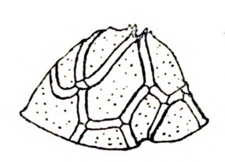
Textfig. 142—143.

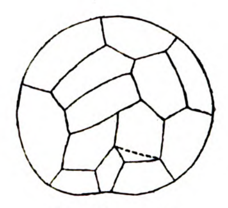
Diese Form entspricht im Prinzip ihrer Bildung der var. *contactum* von *P. munusculum* und *P. africanum*, nur daß hier nicht die dorsalen Platten der Epivalva variationsfähig sind, sondern die auf der rechten Seite gelegenen. Wahrscheinlich ist vorliegende Varietät als Übergangsform zu *P. laeve* subsp. *anglicum* aufzufassen.

Epivalva mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 dap. Unterscheidet sich von *P. laeve* subsp. *marssoni* nur dadurch, daß die map so lang ausgezogen ist, daß ihre auf der rechten Seite gelegene Spitze die 2 pr **berührt!** Hierdurch erhält die Form ein verändertes Aussehen. (Textfig. 143: Ansicht der Epivalva von der ventralen Seite etwas von links.)

Schloßgraben zu Münster i. W. 11. Sept. 1912.


Textfig. 142.


Textfig. 143.


Textfig. 144.

Textfig. 142. *P. l.* s. *marssoni* var. *contactum* n. var. Epivalvatäfelung.
Textfig. 143. Dass. Ansicht der Epivalva von der ventralen Seite etwas von links.
Textfig. 144. Schematische Darstellung der Epivalvatäfelung von *P. l.* s. *anglicum* = *P. anglicum* G. S. West.

Peridinium laeve subsp. *anglicum* = *P. anglicum* G. S. West.

Textfig. 144.

Wie ich zeigen konnte, ist die Konvexität der Platten kein wesentliches Merkmal der Form. Die Täfelung der Epivalva ist uns aus den von Lemmermann in seiner Kryptogamenflora Bd. III S. 658 wiedergegebenen Handzeichnungen von G. S. West bekannt. Letzterer zeichnet, wie es bisher stets geschehen ist, nur einen Teil der Epivalvaplatten, die Plattenanzahl ist daher irrtümlicher-

weise zu gering angegeben. Außerdem ist deutlich zu erkennen, daß Fig. 9 dortselbst nicht mit Fig. 12 übereinstimmt, da Fig. 9 eine typische Dorsalansicht von *P. marssoni* wiedergibt, während Fig. 12 Teile der Epivalva einer Form zeigt, welche den gesonderten Namen *anglicum* verdient. Ich habe versucht, in Textfig. 144 eine Totalansicht der Epivalvatäfelung von *P. laeve* forma *anglicum* nach der betreffenden Abbildung nach G. S. West zu entwerfen, leider, ohne die typische Form selber gefunden zu haben. (Die punktierte Linie (Fig. 144) zeigt eine kleine Abänderung des betreffenden Interkalarstreifens, wie sie von mir oft beobachtet worden ist und von G. S. West für *P. anglicum* angegeben wird.) Epivalva hier mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 dap. *P. laeve* subsp. *marssoni* var. *contactum* wäre somit die Übergangsform von *P. laeve* subsp. *marssoni* zur subsp. *anglicum.* Ich zweifle nicht, daß letztere Form bei uns vorkommt.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. R. Kolkwitz, sowie Herrn Dr. Bruno Schröder für die liebenswürdige Übersendung von reichhaltigem Planktonmateriale, letzterem noch besonders für die Überlassung seines afrikanischen Materiales, sowie für die hilfreiche Unterstützung mit der nötigen Literatur aus seiner Privatbibliothek meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ebenso will ich es nicht unterlassen, auch Herrn Dr. Schaedel für die liebenswürdige Überlassung seines Materiales aus Münster i. Westf. meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

Literaturverzeichnis.

Huitfeldt-Kaas: Videnskabsselskabets Skrifter. 1900.

Klebs, G.: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. 1883.

Lauterborn: Zool. Anz. 1896.

Lemmermann, E.: Algen I. Kryptogamenflora d. Mark-Brandenburg. Bd. 3. 1910.

Lindemann, E.: Peridinium güstrowiense n. sp. und seine Variationsformen. Arch. f. Hydrob u. Planktonk. Bd. 11. 1916.

—: Beiträge zur Kenntnis des Seenplanktons der Provinz Posen. II. Zeitschr. d. nat. Abt. d. Ges. f. Kunst u. Wiss. Posen. 1917.

Ostenfeld: Proc. of the Roy. Soc of Edinburgh Vol. XXV, Part XII.

Pascher, A.: Süßwasserflora. Heft 3. Bearb. v. A. Schilling. 1913.

Penard, E.: Les Péridiniacées du Léman. Bull. d. trav. de la Soc. Bot de Genève. 1891.

Schilling, A.: Die Süßwasser-Peridineen. Diss. Marburg. 1891.

Stein: Organismus d. Infusionstiere. III. Abt. II. Hälfte. 1883.
Virieux, M. J.: Quelques Algues et quelques Péridiniens de Franche-Comté. Contrib. à l' Étude des Algues de la Region Jurassienne. Bull. de la Soc. d'Hist. anat. du Doubs.
Woloszynska, J.: Polnische Süßwasser-Peridineen. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie. 1916.
—: Studien über das Phytoplankton des Viktoriasees. Hedwigia. Bd. 55. 1914.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Fig. 1. *Kolkwitziella salebrosa* n. g. in natürlicher Färbung. (Ventral.) (Leerer Panzer.)

Fig. 2. *Gonyaulax limnetica* n. sp. ventral.

Fig. 3. Dies. Epivalvatäfelung.

Fig. 4. Dies. Hypovalvatäfelung.

Fig. 5. *Peridinium polonicum* Wolosz. Der Zellinhalt hat sich von der Wandung zurückgezogen und mit Gallerte umgeben. (Beginn der Cystenbildung?)

Fig. 6. *Peridinium aciculiferum* Lemm. Cyste innerhalb der noch unzersprengten Hülle gebildet.

Fig. 7. Dass. Cyste gebildet; dieselbe scheint an einer Panzerhälfte befestigt zu sein (?).

Fig. 8. Dass. Teilung der Zelle innerhalb der Dauercyste.

Fig. 9. *Peridinium elpatiewskyi* (Ostenf.) Lemm. Nackte Form.

Fig. 10. Dass. Solche nackte Form (Querfurche bereits angelegt!) in Teilung.

Fig. 11. Dass. Junges Exemplar, mit „*Glenodinium*-ähnlicher" Hülle umgeben.

Fig. 12. Dass. Zellinhalt von der Wandung zurückgezogen. Gallertbildung nicht erkennbar.

Fig. 13. *Peridinium cinctum* Ehrbg. „Teilung der nackten Zelle unter Zerreißung und Abwerfung ihrer Hülle." (Siehe S. 21.)

Fig. 14. *Peridinium cunningtoni* var. *pseudoquadridens* n. var. Der Zellinhalt von der Wandung zurückgezogen. Gallertbildung nicht erkennbar. (Schlachtensee.)

Fig. 15. Dass. Das gleiche Stadium von der Seite. Gallertbildung stark ausgeprägt.

Fig. 16. Dass. Hellfarbiger Panzer. (Epivalva dorsal.)

Fig. 17. Dass. Dunkelfarbiger Panzer. (Dorsal.)

Fig. 18. *Peridinium cinctum* var. *palustre* n. var. Nackte Form mit Gallertbildung. (Fast 60 μ Durchmesser!)

Fig. 19. *Peridinium laeve* subsp. *marssoni* = *P. marssoni* aut. „Teilung der nackten Zelle unter Zerreißung und Abwerfung ihrer Hülle." Hülle nur nahe dem antapikalen Pole gesprengt. (Täfelung d. Hypov. nicht eingez.) (Südende b. Berlin.)

Fig. 20. *Peridinium laeve* subsp. *marssoni* forma *cristatum* n. f. Ventral. (Dreieckige Rautenplatte.)

Fig. 21. Dass. Dorsal.

Fig. 22. Dass. Ventral. (Ganz schmale Rautenplatte.) (Fig. 20—22: Schloßgraben zu Münster i. W. 11. Sept. 1912.)

(Sämtliche Figuren (auch die Textfiguren) sind vom Verf. mit einem ABBE'schen Zeichenapparat bei Oc. 4, Obj. 8 (LEITZ) entworfen werden.)

Zur Frage der phylogenetischen Stellung der Protisten, besonders der Protozoen.[1]

Von
Victor Franz.

(Hierzu 2 Textfiguren.)

Was HAECKEL im Jahre 1894 in der Systematischen Phylogenie, Band I, Seite 42 aussprach: daß zwischen Protozoen und Metazoen

[1]) Die im folgenden behandelte Frage beschäftigt mich seit Jahren. Sie einmal so genau wie möglich zu behandeln, war mein lange gehegter Wunsch. Indem ich ihn heute ausführe, möchte ich bitten, die Darlegungen, die nicht von anderer als hypothetischer Art sein können, vorläufig nur als eine Frage an die gegenwärtige und künftige Forschung aufzufassen oder als eine These, zu deren Erörterung ich einlade. Das an sich ja selbstverständliche Recht, im Falle entscheidender Gegengründe später meine Ansicht wieder aufzugeben und zur herrschenden zurückzukehren, möchte ich mir also bis auf weiteres ausdrücklich vorbehalten, und ich würde gegebenenfalls sogar mit größter Freude davon Gebrauch machen. Zu diesem Vorbehalt bestimmt mich der immerhin erhebliche Unterschied zwischen der bisher herrschenden Ansicht und meinem Gesamtergebnis, welches mir allerdings durch die bisher vorliegenden Forschungen nahegelegt erscheint und nach PASCHER's Ergebnis der wahrscheinlichen Flagellatenherkunft rhizopodialer Protozoen eigentlich nur noch zum kleinen Teile, nämlich nur in der Beurteilung des phylogenetischen Verhältnisses von Flagellat und Alge, eine neue Auffassung darstellt. Also, niemand würde mehr erfreut sein als ich, wenn durch etwaigen Widerspruch gegen meine Ausführungen die bisherige, augenblicklich nicht so ganz unbestreitbar dastehende Ansicht aufs neue gefestigt würde. — Noch ein Wort über die äußeren Umstände, unter denen diese Arbeit zustande gekommen ist. Die Niederschrift erfolgte während des Krieges unter den unendlichen Schwierigkeiten der Literaturbeschaffung und sonstigen Hemmungen, die der Felddienst mit sich bringt. Daher habe ich die Literatur weniger eingehend zitiert, als es üblich ist, und darf auch für den Fall, daß ich hier und da nicht ganz die neueste Auffassung getroffen haben sollte, auf Entschuldigung hoffen, zumal wenn die Beantwortung der allgemeinen Fragen, die ich behandle, nicht entscheidend von neuen Beobachtungen, die mir entgangen sein könnten, abhängt.

weniger Zusammenhang bestehe als zwischen Protophyten und Metaphyten, das hat sich bekanntlich durch alle späteren Forschungen bestätigt.

Denn keine der HAECKEL'schen Blastäaden, Katallakten oder Vermittler, wie *Synura* und *Magosphaera*, gehören in die Kluft zwischen Protozoen und Metazoen hinein, sondern sie sind Protozoen und zwar wahrscheinlich sämtlich Flagellaten;[1]) HAECKEL's Gasträaden der Gegenwart, die Physemarien, haben mit Spongien, deren Nadeln sie nur als Fremdkörper bergen, keine Verwandtschaft, sondern sind Foraminiferen.[2]) Ebenso wie bei ihnen wäre bei allen sonstigen unter dem heute noch gebräuchlichen Namen „Mesozoen" zusammengefaßten Organismen unsicherer Stellung höchstens die Frage zu erörtern, ob sie zu den Protozoen oder zu den Metazoen gehören, aber man wird keinem unter ihnen eine wirklich vermittelnde Stellung zuerkennen wollen. So gehören zu den Metazoen die merkwürdigen Moruloidea HARTMANN's, also die Orthonectidae, Heteronectidae, Dicyemidae und Heterocyemidae, durch Schmarotzertum höchst rudimentierte Tiere, in deren Entwicklungsgang freilich, und zwar am deutlichsten bei *Rhopalura* GIARD und *Stoecharthrum* CAULLERY et MESNIL, einzellige oder doch plasmodiale, amöboide Stadien auftreten, aus denen dann vielzellige Würmchen schlüpfen. Schon das Schmarotzertum, das ja in der Regel zur Vereinfachung der Organisation führt, ferner vieles in dem recht genau bekannten Gewebebau der vielzelligen Stadien läßt ihren Anschluß nur bei komplizierteren Wesen, also bei Vielzellern suchen. Ähnlich und noch bestimmter ist nach OLAV SCHROEDER[3]) die von ihm entdeckte, in Bryozoen schmarotzende *Buddenbrockia* zu beurteilen, sie ist wahrscheinlich ein stark rudimentierter Nematode; und der Medusenparasit *Pemmatodiscus socialis* MONTICELLI wäre, wenn er mit dem, was wir von ihm wissen, vollständig bekannt sein sollte, allenfalls vielleicht ein Gasträad, ein Tier, das es in der Entwicklung nicht — oder nicht mehr! — über das Gastrulastadium hinaus bringt, damit aber schon ein Metazoon, und er steht andererseits ohne Beziehung zu irgendwelchen Protozoen da. *Trichoplax* und *Treptoplax* sind wir

---

[1]) Vgl. O. BÜTSCHLI: Protozoen. In: BRONN's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs, IV. Abteil., S. 1677. Leipzig 1887—89.

[2]) ALEXANDER SCHEPOTIEFF: Untersuchungen über niedere Organismen. I. Die Gasträaden (Haliphysema und Gastrophysema). Zool. Jahrb., Abteil. f. Anatomie Bd. 32 1911.

[3]) OLAV SCHRÖDER: Zur Kenntnis der Buddenbrockia plumatella OLAV SCHRÖDER. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 102 1912.

seit KRUMBACH's Beobachtungen an jenem gewöhnt, als Entwicklungs- oder Involutionsstadien von Medusen zu deuten. Zu den Protozoen aber gehört wiederum *Siedleckia*, ein vielkerniges, wurmförmiges Ciliat, vielleicht *Amoebophrya*, *Lohmannella* und *Haplozoon*[1]) und schließlich die rätselhafte, wohl noch ungenügend bekannte *Salinella salve*, die wir nach der einzigen vorliegenden Beschreibung von FRENZEL nur den Ciliaten anreihen könnten, so sehr es auch befremden würde, in dieser Protozoenklasse einer schlauchförmigen Zellenkolonie zu begegnen.

Kurzum, die wenigen Mesozoen von wirklich noch zweifelhafter Stellung überbrücken nicht die Kluft, die zwischen Protozoen und Metazoen gähnt, sie stehen höchstens, zum Teil infolge sekundärer Rückbildung, an Organisationsgrad, aber nicht durch Verwandtschaft zwischen den Einzellern und Vielzellern unter den Tieren. Schon VAN BENEDEN, der 1886 den Namen Mesozoa für die Dicyemiden schuf, wollte diesen damit keine Protozoenverwandtschaft nachsagen, und je später, je mehr wurde der Name Mesozoa zum künstlichen Sammelbegriff für einfache Organismen unsicherer und sehr verschiedener Verwandtschaft.[2])

Auch anderweitige Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Protozoen oder sonstigen Protisten und Metazoen hat man nicht auffinden können.

BÜTSCHLI sprach sich zwar einst[3]) dahin aus, ihm erscheinen die Beziehungen der Choanoflagellaten zu den Spongien nicht zu verkennen. Aber wer möchte wohl heute noch dieser Auffassung beipflichten trotz gewisser Übereinstimmungen im äußeren Zellenbau, die besser als Konvergenzen hingestellt werden könnten? Vielmehr ist es bei dem geblieben, was BÜTSCHLI im gleichen Zusammenhange sagte, „die Spongiengruppe bietet so viel Eigentümliches und ist in sich vorerst wohl so geschlossen, daß wir sie als selbständige Gruppe aus dem Verein der Protozoen ausscheiden müssen", und das Verhältnis zwischen Spongien und Flagellaten ist **nicht**, wie BÜTSCHLI damals meinte, gleich dem zwischen Algen und Flagellaten.

---

[1]) DOGIEL: Catenata, eine neue Mesozoengruppe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89 1908. — Derselbe: Untersuchungen über einige neue Catenata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 94 1910.

[2]) Vgl. auch H. NERESHEIMER's zusammenfassende Bearbeitungen der Mesozoen im Zool. Zentralbl. Bd. 15 1908 und im Handwörterb. d. Naturwiss. An beiden Stellen die weitere Literatnr.

[3]) O. BÜTSCHLI: Protozoen. In: BRONN's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs Bd. 1, I. Abteil., Seite XVI u. 901/902. Leipzig und Heidelberg 1880—82.

Somit sind Protozoen und Metazoen aufs schärfste getrennt. Dagegen bestehen bekanntlich zwischen Protophyten und Metaphyten, und zwar insbesondere zwischen Flagellaten und Algen so innige Verbindungen, wie sie sich die stammesgeschichtliche Forschung nur wünschen kann, so fließende, daß eine Grenze zwischen Protist und Pflanze kaum konventionell zu ziehen ist. Vielmehr umschließen allerlei Abteilungen sowohl Einzeller als Wenigzeller und Vielzeller in allen Abstufungen, und manche Form kann ebenso gut als Flagellat wie als Alge gelten. Insbesondere gelten die teils ein-, teils wenigzelligen *Pyramimonas*, Chlamydomonadiden und Volvociden als die lückenlose Reihe von Übergangsformen zwischen Flagellaten und — im engeren Sinne — Grünalgen, ähnlich die einzellige *Chloramoeba* unter den Geißelamöben als Vorstufe der Ungleichbewimperten Grünalgen und *Chrysamoeba* unter den Geißelamöben nebst dem einzelligen *Phaeococcus* und dem fadenförmigen *Phaeothamnium* als Vorstufen der Braunalgen. Das wären also drei Verbindungsbrücken zwischen einzelligem Flagellat und vielzelliger Alge.

Hierdurch aber, und mögen sich auch die Ansichten über die Verbindungsbrücken zwischen Flagellaten und Algen in Einzelheiten noch ändern, steht offenbar auch das ganze Reich der Protozoen in Verwandtschaft zu den Metaphyten und nur zu ihnen. Denn zwar verschieden große, aber unbedingt anzuerkennende Schritte führen einerseits von den Flagellaten zu den Rhizopoden und von diesen beiden zu den Sporozoen und von allen diesen zu den Ciliophoren DOFLEIN's, den Ciliaten, andererseits von den verschiedenen Abteilungen der Algen zu denen der Pilze und der Archegoniaten und von diesen schließlich zu den übrigen Pflanzen. Wird doch niemand bezweifeln, daß die Protozoen ebenso wie die Pflanzen eines einheitlichen Stammes sind in dem Sinne, daß jeder Teil der Protozoengesamtheit nach Ausweis der Morphologie nähere Verwandtschaft mit Protozoen hat als mit irgendwelchen sonstigen Organismen.

Auch die übrigen Bestandteile der Sammelgruppe „Protisten" sind offenbar nur mit den Metaphyten verwandt. Die Spirochäten zunächst, deren Stellung früher umstritten war, sind offenbar durch Rückbildung aus trypanosomenähnlichen Flagellaten entstanden,[1]) sie sind also selber Protozoen, und die Myxomyzeten, denen VAHLE[2])

---

[1]) M. HARTMANN: Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 S. 155 1907.

[2]) CARL VAHLE: Vergleichende Untersuchungen über die Myxobakterien und Bakteriazeen, sowie die Rhodobakterien und Spirillazeen. Zentralbl. f. Bakteriol. Bd. 25 S. 178—260 1909.

die Myxobakterien anschließt, haben ihre Verwandtschaft bei einfacheren Flagellaten und Rhizopoden, sind also gleichfalls Protozoen. Für die Bakterien, oder wenigstens für einen großen Teil von ihnen, die Eubakterien, wie er sie nennt, hat ARTHUR MEYER[1]) den klaren Nachweis ihrer Verwandtschaft mit den Ascomyzeten erbracht. Die Hefen stehen den Ascomyzeten noch näher, etwa ebenso nahe wie die einfacheren protistischen Algen oder chlorophyllführenden Flagellaten den komplizierteren Algen. Ungelöst ist zwar im einzelnen noch die Frage nach der Stellung der Zygophyceen — der Kieselalgen und der Konjugaten — und der Cyanophyceen, aber nur bei den Thallophyten wird man auch diese Klassen einreihen, und ebenso schließlich jene Thiobakterien und Desmobakterien, welche ARTHUR MEYER aus dem Kreis seiner Eubakterien als ihnen nicht unmittelbar verwandt ausscheidet.

Es stehen also von den Protisten nach unserem heutigen Wissen keine mehr auf der Grenze zwischen Tier- und Pflanzenreich, und diese beiden Reiche sind für den Morphologen nicht durch fließende Übergänge miteinander verbunden. Vielmehr trennt eine scharfe Grenze zwei organische Reiche voneinander:

1. das Reich der Metazoen, die ja nach dem Zeugnis ihrer Ontogenese — Blastula, Gastrula, Keimblätter — eine organische Einheit darstellen, und

2. die Metaphyten nebst den Protisten einschließlich der nur physiologisch mit den Metazoen vielfach übereinstimmenden Protozoen; alle diese zusammen bezeichne ich als Entia phytophyla oder als das Reich der Phytophylen.

„Tier“ und „Pflanze“ sind dagegen nur noch physiologische Begriffe, die sich mit den morphologisch-systematischen nicht decken.

Mögen diese Aufstellungen auch von den bisher geläufigen Anschauungen abweichen, so sind sie doch nichts anderes als die Zusammenfassung von heute bestehenden, allmählich zur Geltung gelangten Erkenntnissen der Botaniker und Zoologen.

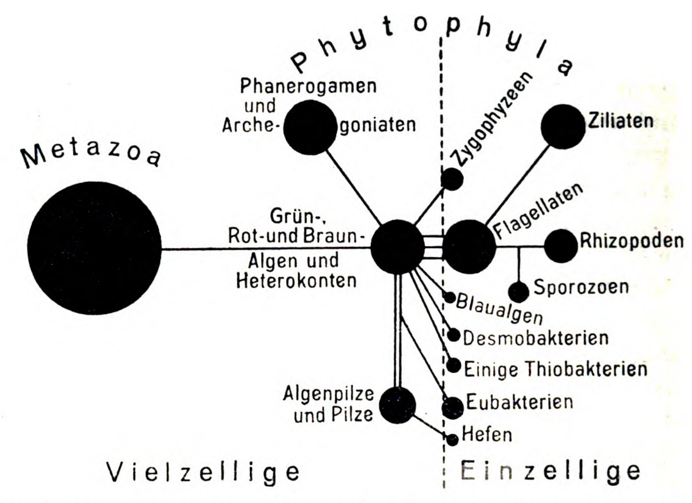
Es ist übrigens nicht etwa anzunehmen, daß die beiden organischen Reiche von je her völlig getrennt nebeneinander gestanden hätten, sondern sie gehen wiederum auf eine sehr tief liegende gemeinsame Wurzel zurück. Das beweist schon die überaus handliche Anwendbarkeit des Zell- und Keimzellenbegriffes in beiden.

* * *

[1]) ARTHUR MEYER: Die Zelle der Bakterien. Jena (Gustav Fischer) 1912, 285 Seiten.

Bei dieser Sachlage empfiehlt sich eine neue Überprüfung unserer phylogenetischen Hypothesen über die Protisten.

Aus der Spinnenfigur, welche allein die hierfür besonders in Betracht kommenden Verwandtschaftsbeziehungen darstellen kann, ergibt sich als Unmöglichkeit oder doch als größte Unwahrscheinlichkeit die Annahme, einzellige Phytophyla seien stets als Vorfahren der mehrzelligen zu betrachten.



Textfigur 1. Verwandtschaftsgrade zwischen Protisten, Metaphyten und Metazoen. Die Abbildung gibt über Abstammungsfragen keinen unmittelbaren Aufschluß, sondern eben nur über nähere oder fernere Verwandtschaft der Gruppen untereinander.

Es müßten ja dann die Metaphyten, und zwar schon die vielzelligen Algen, ausgesprochen polyphyletischen Ursprungs sein. Zwar gibt es polyphyletische Organismengruppen, wie zum Beispiel im Metazoenreich die Robben aus drei Raubtierwurzeln entsprossen und durch gleichartige Lebensbedingungen einander immer ähnlicher geworden sind oder die Wale wahrscheinlich aus zwei sehr verschiedenen Säugetierwurzeln herstammen, obschon ihre beiden heutigen Abteilungen, die Zahn- und die Bartenwale, noch von manchem Walforscher miteinander vereinigt werden. Aber das sind Einzelfälle, sie betreffen nicht umfangreichere Abteilungen des Organismenreiches als Ordnungen und sind restlos funktionell erklärbar, während die viel größere Gesamtheit der Algen doch wohl zu viel Einheitlichkeit hat für die Annahme ihres Hervorganges aus so zahlreichen und so sehr verschiedenen Protistenstämmen.

Darum können wenigstens nicht alle Protistenstämme Ahnengruppen vielzelliger Pflanzen sein, mindestens die Mehrzahl von ihnen müssen vielmehr seitliche Ausläufer des Phytophylenstammes darstellen.

Daher hat jede Hypothese viel für sich, die etwa einen Protistenstamm von einem Metaphytenstamm phylogenetisch ableitet und somit für ihren Fall die Einzelligkeit als sekundär erworbene Vereinfachung erklärt.

Gerade diese Auffassung ist nun im Laufe der Zeit zunächst für die Hefen zum Allgemeingut geworden. Man sieht in ihnen rückgebildete, bis zur Einzelligkeit vereinfachte Ascomyzeten.

Nicht ganz so bündig ist eine ähnliche Auffassung für die Eubakterien ausgesprochen worden, doch auch für diese ist sie höchstwahrscheinlich berechtigt. Die Eubakterien stehen allerdings etwas weiter von den Ascomyzeten ab als die Hefen, daher könnten sie, wenn auch von rotalgenähnlichen, aber doch einzelligen Organismen abstammen. Um diese Frage näher zu prüfen, beschäftigte sich Arthur Meyer eingehend mit den bei Bakterien gelegentlich vorkommenden Verzweigungen, und dabei stellte er 1899 [1]) fest, daß diese nicht, wie man früher annahm, „Involutionsformen“, abnorme Entwicklungsstadien, sind, sondern stets ein Zeichen besonders kräftiger Entwicklung. Er möchte sie daher als Erbstück von Ahnen mit verzweigten Hyphen auffassen. Auch späterhin hat sich Arthur Meyer in ähnlicher Weise über die Herkunft der Bakterien ausgesprochen, suchte sogar ihren Ursprung noch näher bei den Pilzen als im Anfang seiner Studien hierüber und legte unter anderem 1912 dar, daß die Kleinheit der Bakterien als Anpassungserscheinung an das Leben in winzigen flüssigkeitserfüllten Räumen, zum Beispiel in abgestorbenen Organismenresten, aufzufassen sei. Auch dies spräche dafür, daß sie die Einzelligkeit erst sekundär erlangt haben.

Mir scheinen diese Ausführungen recht einleuchtend. Denn ich würde auch derartige Sondererscheinungen im Chemismus der Bakterien wie die verschiedenen Grade der Anaerobie, die im Organismenreich einzig dastehende Stickstoffassimilation ohne Lichtschwingungen bei *Azotobacter* und Wurzelknöllchenbakterien, die Stickstoffabscheidung bei anderen Bakterien und die gänzlich anorganische Ernährung bei Nitrit- und Nitratbakterien, am ehesten als extreme Anpassungen eines Ausläuferzweiges am Organismenstamme be-

[1]) Arthur Meyer: Über die Verzweigung der Bakterien. Zentralbl. f. Bakteriol. Bd. 30 S. 49—60 1901.

trachten, wie ja auch in der Morphologie Sondererscheinungen stets Endpunkte der Entwicklung sind; während man früher wohl annehmen wollte, bei den Bakterien als den ursprünglichsten Wesen herrsche noch chaotische Ungeklärtheit des Stoffwechsels.

Es haben sich also unsere Anschauungen auch darin gegen früher geändert, daß wir Einzelligkeit nicht mehr unbedingt als etwas Ursprüngliches ansehen.

Gleichwohl könnte wenigstens eine Protistenabteilung die Stammgruppe der Metaphyten oder wenigstens die nur verhältnismäßig wenig veränderte Nachkommenschaft einer solchen Stammgruppe sein. Hinwiederum müssen wir das nicht mit Notwendigkeit fordern, denn auch wenn wir annehmen, daß das Leben sich aus einzelligen Anfängen heraus entwickelt hat, so brauchten ja diese ursprünglichen Einzeller heute nicht mehr als solche fortzuleben; zumal die Lebensanfänge zeitlich sicher sehr weit hinter der kambrisch-silurischen Zeit, aus der wir unter zahlreichen anderen Fossilien schon Radiolarien, Foraminiferen und Kokkolithophoriden kennen, zurückliegen — wie ich darlegte, wohl hundertmal so weit als das Kambrium hinter der Gegenwart,[1]) so daß viele Lebensformen vor den durch die Paläontologie bekannt gewordenen existiert haben müssen.

Man könnte nun, wie für die Hefen und Eubakterien geschehen, auch für jede sonstige Protistengruppe die Frage erörtern, ob sie mit mehr Wahrscheinlichkeit Ahnen oder Abkömmlinge der ihnen nächstverwandten Vielzeller sind.

Besonders wichtig ist diese Prüfung bei den Protozoen, weil sie, insbesondere die Flagellaten, seit langer Zeit als die einzelligen Ahnen von Vielzellern betrachtet werden, was jedoch nur geschieht wegen der bisher vermuteten Mittelstellung der Protisten zwischen Tier und Pflanze.

Es handelt sich also jetzt, kurz gesagt, um die Frage, ob die vielzelligen Algen von den Flagellaten abstammen oder die Flagellaten und mit ihnen die übrigen Protozoen von den vielzelligen Algen, so daß sie durch Reduktion von solchen bis zur Einzelligkeit oder durch Freiwerden einzelner Zellen aus dem vielzelligen Organismus entstanden wären.

Falls nun die Protozoen von vielzelligen Algen oder doch wenigstens algenähnlichen Wesen abstammen, also einen Seitenzweig

[1]) V. Franz: Die Zeiträume der Phylogenesis. Biol. Zentralbl. Bd. 37 H. 3 1917.



des Algenstammes darstellen, dann müssen wegen der bestehenden uralten Verwandtschaft zwischen Phytophylen und Metazoen die vielzelligen Algen eine nähere Verwandtschaft mit den Metazoen haben, als die Flagellaten; und es fragt sich, ob man dies nachweisen könne.

Tatsächlich trifft man gerade bei den Algen, und nur zum Teil noch bei anderen Phytophylen, gewisse Zelleigenschaften in ziemlich genau der Ausbildung, in welcher sie im ganzen Metazoenreich hochgradig stereotyp auftreten, wodurch diese Zelleigenschaften höchst altertümlich und als ehemals gemeinsamer Besitz der gesamten Organismen, von denen die heutigen abstammen, erscheinen, während sie bei Flagellaten und sonstigen Protozoen teils fehlen, teils stark vom Typischen abweichend auftreten.

Eine solche Zelleigenschaft scheint mir zunächst die mitotische Zellteilung zu sein, von der man früher annahm, sie habe sich im Tier- und Pflanzenreich in übereinstimmender Weise aus der Amitose, die bei Einzelligen herrsche, herangebildet. Bei unseren heutigen Anschauungen über das hohe Alter des Lebens und die möglichenfalls nicht ursprüngliche Natur der Protisten ist eher anzunehmen, die Übereinstimmung des Mitosevorgangs bei Metazoen und Metaphyten beruht auf gemeinsamer Abstammung von uralten, uns unbekannten, weit vorkambrischen Wesen, die die Mitose schon hatten, während ihr gelegentliches Fehlen oder ihre von der Norm abweichenden Erscheinungsweisen das Sekundäre sein werden.

Die Mitose oder Karyokinese ist in den Hauptzügen übereinstimmend für das ganze Metazoenreich charakteristisch und überall fast die einzige Kernteilungsweise; denn höchstens ausnahmsweise könnte bei Metazoen direkte Kernteilung oder Amitose, die einfache Durchschnürung des Kerns unter Beibehaltung seiner Ruhestruktur, vorkommen. Ähnlich ist es im Pflanzenreich von den Blütenpflanzen bis zu den Algen. Zum Beispiel bei Pilzen und bei den Braunalgen findet man echte Mitosen. Wie aber bei den in der Nähe der Algen stehenden Armleuchtergewächsen schon überaus klare indirekte Zellteilungen auftreten, so sollte bei *Cladophora*, bei *Spirogyra* die Mitose nicht mehr vorkommen, und allgemein sollten die Kernteilungsverhältnisse, je weiter nach den Einzellern hin, um so mannigfaltiger werden und großenteils das Aussehen eines Mitteldings von Mitose und Amitose annehmen. Ganz so scheinen die Verhältnisse allerdings nach den neueren Untersuchungen, zum Beispiel von SCHÜR-

HOFF,[1]) nicht zu liegen, immer weniger, scheint es, sollen wir an das Vorkommen von Amitosen als normalen Kernteilungsvorgang, der die Mitose erübrigte, glauben. Aber dabei wird es doch wohl bleiben, daß die Mitosen atypisch bei *Spirogyra*, anderen einfacheren Algen, manchen Pilzen, den Cyanophyceen und fast im ganzen Bereich der Protozoen, insbesondere auch bei Flagellaten und Rhizopoden verlaufen, gegenüber dem stereotypen Bilde bei Metazoen und Metaphyten teils einfacher, teils komplizierter; und alle diese Sondererscheinungen können wir wohl am besten nicht als ursprüngliche, sondern als sekundäre deuten, so daß wir das Sekundäre gerade bei den Flagellaten und sonstigen Protozoen finden, während die hochgradigen Übereinstimmungen zwischen Metazoen und Metaphyten auf deren uralte Verwandtschaft hinweisen.

Eine zweite Zelleigenschaft von ähnlicher Wichtigkeit für unsere Frage ist das Vorhandensein eines Centrosoms in der Zelle, jenes punktförmigen Körperchens, das entweder dauernd oder nur bei der Zellteilung sichtbar ist und bei letzterer die wichtige Rolle spielt, sich vor dem Kern zu teilen, worauf die beiden Tochtercentrosomen nach den entgegengesetzten Zellpolen hinrücken und die beiden Kernhälften auseinanderzuziehen scheinen. Centrosomen sind wiederum im Metazoenreich verbreitet, wenn es auch wohl verfrüht war, ihnen hier Ubiquität nachzusagen; ebenso aber auch bei Protozoen und von da im chlorophyllführenden Pflanzenreich mindestens bis zu den Algen, z. B. den Braunalgen. Modifiziert erscheinen sie bei den Pilzen; auch anderen Thallophyten und Bryophyten sind sie eigen, während sie den Pteridophyten und Phanerogamen zu fehlen scheinen.

Typische Centrosomen sind also ungefähr gerade in dem Teil des Phytophylenreiches verbreitet, dem typische Mitosen meist fehlen; beides zusammen aber findet sich in der gemeinsamen Grenzgruppe der Braunalgen, so daß diese anscheinend einige Anwartschaft haben, sich als eine dem Metazoenreich verhältnismäßig nahestehende Gruppe zu erweisen.

Insbesondere haben bei *Fucus* und einigen Pilzen die Centrosomen eine ausgezeichnete Lage, nämlich hart an der Kernmembran, scheinbar mit ihr verwachsen. Dies kehrt, außer bei einigen Protozoen, bei einigen Richtungsspindeln von Metazoen wieder.[2]) Möglich, daß

[1]) Erwähnt nach SCHÜRHOFF: Die direkte Kernteilung im Pflanzenreich. Mikrokosmos 1916/17 Heft 2.

[2]) A. GURWITSCH: Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904, S. 257.

dies ein ursprüngliches Verhalten ist, das nooh auf der alten Verwandtschaft von Algen und Metazoen beruht. Denn gerade Keimzellen pflegen am zähesten derartige altertümliche Eigenschaften festzuhalten, wie wir sogleich noch mehrfach sehen werden.

Eine dritte Eigenschaft, die an Bedeutung für unsere Frage mit den vorigen beiden auf gleicher Stufe steht, ist der sexuelle Dimorphismus der Keimzellen mit dem Erfordernis der Paarung der begeißelten männlichen mit der plasmareicheren weiblichen Keimzelle.

Die gesamten Metazoen sind sexuell dimorph, das Spermatozoon ist fast überall begeißelt, die Eizelle plasmareich. Bei den Protozoen ist Dimorphismus von Gameten zwar häufig, aber vielen fehlt er, so den meisten Ciliaten, den Rhizopoden — vielleicht mit Ausnahme der Radiolarien, wo dann jedenfalls abweichend von *Fucus*, *Volvox* und Metazoen die Gameten beider Geschlechter begeißelt wären — und den Flagellaten. Denn es kommt bei diesen Protozoen entweder überhaupt zu keiner Paarung, oder nur zur Isogamie gleichartig beschaffener Paarlinge, kaum — bei *Bodo* — zu einer leichten Anisogamie, zur Paarung eines männlichen Individuums mit einem in der Größe nur wenig von ihm verschiedenen weiblichen. Die Anisogamie fehlt fernerhin im Pflanzenreich bei Blaualgen, Bazillariazeen, Konjugaten, Heterokonten und vielen Grünalgen; dagegen bildet *Volvox* unter den Grünalgen typische Eier und Spermien, die einigermaßen an die der Tiere erinnern, ebenso noch andere Grünalgen, die Armleuchtergewächse und die Braunalgen: besonders deutlich *Fucus*; auch die Zweigeschlechtigkeit der Laminarien hat man in neuester Zeit kennen gelernt.[1]) Was dann weiterhin sich an diese Algenklassen anschließt, die Rotalgen und Pilze einerseits, die Archegoniaten und Phanerogamen andererseits, zeigt in der geschlechtlichen Fortpflanzung wieder Schritt für Schritt zunehmende Abweichung vom Typischen; im Rotalgenstamm fehlt schon die Begeißelung der männlichen Zellen; bei Pilzen kommt es bis zum völligen Schwund der Zweigeschlechtigkeit, bei den Archegoniaten und Phanerogamen bekanntlich zur schrittweise zunehmenden Ausbildung und Komplizierung der die Geschlechtszellen erzeugenden und umhüllenden Teile, so daß die

[1]) C. Sauvageau; Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (Saccorhiza bulbosa). Compt. rend. de l'Acad. des sciences de Paris T. 161 p. 796. — Derselbe: Sur les gamétophytes de deux Laminaires (L. flexicaulis und L. saccharina). Ebenda T. 162 p. 601. Erwähnt nach Möbius' Referat in der Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. 16 Nr. 41 1917.



beiderlei Geschlechtszellen selbst, die weiblichen und die bis zum Ginkgobaum begeißelten männlichen, obschon immer vorhanden, niemals mehr von den Mutterpflanzen sich loslösen, vielmehr immer stärkere sekundäre Geschlechtscharaktere, die den Algen noch ganz fehlen, sich auch den Hüllteilen, also bei Phanerogamen den Blüten, aufzwingen, in deren tiefem Innern die Befruchtung stattfindet.

In der Sexualität fanden wir also wieder einmal im Gebiet der Algen, insbesondere bei einem Teil der Grünalgen und den Braunalgen, diejenigen Verhältnisse, die stark an die Metazoen erinnern, somit im Hinblick auf das ganze Organismenreich die typischsten zu nennen sind und wahrscheinlich von den uralten gemeinsamen Ahnen der Metazoen und Metaphyten herstammen, während sie den Flagellaten fehlen.

Die Annahme, wie man sie bisher machte, der sexuelle Dimorphismus habe sich im Bereich der Algen mehrmals — bei Grünalgen, Braunalgen und Rotalgen — ebenso wie bei den Tieren herausgebildet, ist dann gleich der Annahme einer mehrmaligen Herausbildung des mitotischen Zellteilungsvorganges nicht mehr nötig. Sie wäre wohl von vornherein insofern unwahrscheinlich, als die Chromosomenmischung weder unbedingt notwendig erscheint, wie die Fälle von Parthenogenese andeuten, noch, wenn sie notwendig wäre, immer nur eine Zweizahl der Geschlechter herauskommen müßte; diese nicht adaptative, sondern rein morphologische Übereinstimmung muß ein altes Erbstück sein.

Eine vierte derartige Zelleigenschaft beruht im Zeitpunkt der Reduktionsteilungen und der dadurch bedingten relativen Chromosomenzahl der kopulierenden Zellen. Das für Metazoen durchaus stereotype Verhalten, daß die Reduktion bereits bei der Bildung der Ei- und Samenzellen vor der Befruchtung erfolgt, das befruchtungsbedürftige Spermium und Ei also jedes nur die halbe Chromosomenzahl hat, bis durch die Paarung wieder eine Zelle mit voller Chromosomenzahl entsteht, aus deren Teilungen der ganze Organismus hervorgeht, findet sich, nach STRASBURGER's klaren Angaben, bei *Fucus* und ähnlichen Algen, es findet sich fernerhin nur wenig verändert bei den Diatomeen der *Pennatae*-Gruppe,[1]) bei denen die Reduktion während der Befruchtung vor sich geht, dagegen findet es sich nicht bei anderen Algen, die, wie die Konjugaten, Bazil-

[1]) Vgl. M. MÖBIUS: Die Reduktionsteilung im Pflanzenreich. Naturw. Wochenschrift N. F. Bd. 16 1917 Nr. 51 S. 713—719.

lariazeen, *Oedogonium*, *Coleochaete*, Charazeen, die Reduktionsteilung erst nach der Paarung von Ei und Spermium vor oder bei der Keimung der Zygote erfahren, so daß diese bis zur Reduktionsteilung doppelt so viel Chromosomen enthält wie der Organismus sonst; ein Verhalten, das dann durch viel weitere Hinausschiebung der Reduktionsteilung bis ans Ende der schon bei *Coleochaete* auffindbaren vielzelligen Sporophytengeneration Schritt für Schritt — Laminarien,[1]) *Dictyota*, *Cutleria* unter den Braunalgen, ähnlich *Polysiphonia* und andere unter den Rotalgen, dann Archegoniaten und Phanerogamen — zum „antithetischen Generationswechsel" zwischen einer doppeltchromosomigen Sporophytengeneration und der einfachchromosomigen Gametophytengeneration führt.

Die übliche Darstellung dieser Verhältnisse, nach welcher sich *Fucus* und die Metazoen „umgekehrt" wie die Pflanzen mit Generationswechsel verhalten sollen, der *Fucus*-Thallus also diploid oder 2 x, die *Fucus*-Gamete haploid oder 1 x zu nennen wäre, wenn von *Oedogonium* an die Zygote und der Sporophyt als diploid oder 2 x und der Gametophyt als haploid oder 1 x bezeichnet wird, wirkt leicht verwirrend, denn tatsächlich liegt keine Umkehrung eines Verhältnisses vor, sondern lediglich eine Verschiebung der Reduktionsteilung gegenüber dem Zeitpunkt der Paarung, wie es in folgender Tabelle zum Ausdruck kommt.

	Gametophyt	Gameten	Zygote	Sporophyt	Sporen
Metazoen, *Fucus*	1 x **R**	1/2 x **P**	1 x	fehlt	fehlen
Oedogonium	1 x	1 x **P**	2 x **R**	fehlt	1 x
Coleochaete	1 x	1 x **P**	2 x **R**	1 x	1 x
Laminarien, *Dictyota*, *Cutleria*, Archegoniaten, Phanerogamen	1 x	1 x **P**	2 x	2 x **R**	1 x

Tabelle 1. Relative Chromosomenzahlen bei Metazoen und Metaphyten. **R** bezeichnet den Zeitpunkt der Reduktionsteilung, **P** den der Paarung.

Dem Gametophyten einer *Cutleria* ist offenbar der Thallus von *Fucus* durchaus homolog, obwohl dieser aus einer Zygote, der von *Cutleria* aber muß aus einen Spore entstehen, da bei *Fucus* die sporenbildende Generation fehlt. Nennt man also beim antithetischen

[1]) Nach Sauvageau, am angegebenen Orte.

Generationswechsel den Gametophyten 1 x und den Sporophyten 2 x, dann muß man den Thallus von *Fucus* ganz ebenso wie den Gametophyten der Laminarien und aller übrigen Metaphyten mit antithetischem Generationswechsel als 1 x bezeichnen, ebenso den Metazoenorganismus, und daher die Gameten von *Fucus* und den Metazoen als $^1/_2$ x oder halbchromosomig.

Wiederum möchte ich das gemeinsame Verhalten von *Fucus* und den Metazoen, daß die Reduktion vor der Gametenbildung erfolgt, für das ursprünglichere erachten: durch das Eintreten der Chromosomenreduktion wurde das Befruchtungsbedürfnis hervorgerufen — und vielleicht sogar, wie ich hier nur beiläufig bemerke, auch die Loslösung der ersten Gametenzellen aus dem vielzelligen Verbande des vorher nur durch Sprossung sich fortpflanzenden Organismus. Und darauf, daß im Algenbereich sich die Reduktionsteilung nach vorn verschob, mag vielleicht, wiederum beiläufig bemerkt, die auffallend orthogenetische Entwicklung des Metaphytenstammes beruhen, die Schritt für Schritt zunehmende Ausbildung des mit der Reduktionsteilung in Verbindung getretenen Generationswechsels: es konnte eine neue Entwicklung eingeschlagen werden, weil die Zygote doppeltchromosomig wurde, während bei Metazoen die Gamete halbchromosomig blieb, somit unbedingt befruchtungsbedürftig war und durch die Paarung zwar der Fortbestand des Lebens gesichert, aber keine neue Entwicklungsrichtung, sondern nur die Rückkehr zum vollchromosomigen oder 1 x-Zustande erreicht werden konnte, in welchem die Zygote neu auskeimt. Doch das nur nebenbei.

Ebenso wie bei den Metazoen, bei *Fucus* und den Diatomeen ist es nun nach unseren bisherigen Kenntnissen auch bei den meisten Flagellaten, Rhizopoden und Sporozoen, aber nicht mehr bei *Chlamydomonas* unter den Flagellaten nach PASCHER[1]) und bei den Infusorien; bei letzteren ist die Reduktion wieder um einen, bei *Opalina* sogar um 5—6 Teilungsschritte nach vorn verschoben.[2])

Hinsichtlich des Zeitpunktes der Reduktionsteilung stehen also vielzellige Algen wie *Fucus* wiederum am allernächsten den Metazoen; die Protozoen stehen den Metazoen schon entfernter und haben ein offenbar weniger ursprüngliches Verhalten.

[1]) A. PASCHER: Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen. Ber. d. deutsch. botan. Ges. 34. Jahrg. 1916 S. 228—242.

[2]) Vgl. M. HARTMANN: Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verhandl. d. deutsch. zool. Ges., 24. Jahresversammlung, 1914 S 15—50.



Ein fünfter Vorgang im Zellenleben, der für unsere Frage wichtig ist, ist die Richtungskörperbildung. Im ganzen Tierreich reift von den vier Zellen, die aus der eibildenden Zelle durch die Reduktionsteilungen hervorgehen, nur eine zum Ei heran, die drei anderen werden sehr klein abgestoßen und gehen zugrunde als Polzellen, Abortiveier oder Richtungskörper. Dies Verhalten kehrt wiederum bei einigen Braunalgen in genau der gleichen Weise wieder: bei manchen Arten kommen sämtliche aus einer Reduktionsteilung hervorgehenden Eier zur Reife und Befruchtung, bei anderen nur ein Teil, die übrigen werden reduziert und beiseite geschoben, sind also Abortiveier. Richtungskörperbildung unterbleibt wiederum bei Rotalgen und Archegoniaten, während sie bei Chara, Diatomeen, Konjugaten und Phanerogamen wieder erkennbar wird, bei letzteren natürlich nicht unmittelbar vor der Befruchtung, sondern bei der Bildung von Pollenkorn und Embryosack, wohin ja die Reduktionsteilung bei den Blütenpflanzen verschoben ist.

Unter den Einzellern sind Richtungsteilungen in vielen Fällen nachgewiesen; bei Spirogyra und anderen Konjugaten, bei Diatomeen, *Actinosphaerium*, *Amoeba*, Ciliaten. Sie sind wohl herrschend bei den Protozoen mit hologamer Befruchtung, fehlen aber bei denen mit merogamer, wo wieder alle weiblichen Kerne Verwendung finden, so daß wir ihr Vorhandensein als primär, ihr Fehlen als sekundär hinstellen können. Vor allem aber weicht das Verhalten der meisten Einzeller von dem bei *Fucus* zu beobachtenden darin ab, daß bei letzterem wie bei den Metazoen wirklich Polzellen gebildet werden, chromatinhaltige zellenähnliche Plasmamassen, die ausgestoßen werden, während bei den Protozoen die „Richtungskörper" meist nur in abortierenden Kernen bestehen, die der Zelle einverleibt bleiben, was bei Metazoen nicht vorkommt. Die Ausstoßung dürfte wegen der weiten Verbreitung, die der Vorgang im Organismenreich hat, das Ursprünglichere sein, das Abortieren von Kernen das Sekundäre; und jenes teilen die Algen mit den Metazoen.

In diesen fünf Eigentümlichkeiten des Zellenlebens stimmt also etwa jener Teil des Phytophylenreichs, in dem die Braunalgen und *Volvox* stehen, hochgradig mit dem gesamten Metazoenreich überein und steht ihm hierin teilweise deutlich näher als die gesamten Protozoen. Bei einzelliger Organisation scheint der Organismus nicht imstande, diese Eigenschaften festzuhalten, die sonst im Organismenreich so zäh festgehalten werden und nur bei den Pflanzen mit den so deutlichen Schritten zunehmender Komplizierung — Arche-

goniaten, Phanerogamen — starke Veränderungen erfahren. Jene Algenwesen bilden somit die Angelpunkte dieser Zelleigenschaften im Pflanzenreich und können sie wohl, wie schon gesagt, noch mitgenommen haben von den uralten, wohl schon vielzelligen Vorfahren der beiden Hauptreiche, der Phytophylen und Metazoen. Vielleicht kann man es auch einmal in der Weise ausdrücken, daß man sagt: ein Metazoenorganismus, der Chlorophyll führte und diesen Besitz ausnutzen wollte, könnte nichts besseres tun, als in Gestalt und Standort etwa fucusgleich zu werden.

Das sind wohl schon wichtige Gründe, fucusartige Wesen in vielem für ursprünglicher zu erachten als die ihnen am nächsten stehenden Einzeller, die Flagellaten.

Weitere Anhaltspunkte für die Prüfung dieser Frage zu finden, können wir bei den Organismen erhoffen, die wir mit guten Gründen als sekundär einzellig geworden betrachten: den Hefepilzen und den Bakterien.

Und zwar scheint mir besonders beachtenswert, daß die sekundären Einzeller, die Hefen und die Bakterien — gemeint sind die Eubakterien — gegenüber ihren nächstverwandten Vielzellern durch gewisse Vereinfachungen ausgezeichnet sind, Vereinfachungen des Zellenbaues und Vereinfachungen der Sexualität.

Die Hefepilze haben als Vereinfachung im Zellenbau geringe Neigung zur Formenbildung der Zellen und dünnere Membranen als im allgemeinen die sonstigen Ascomyzeten. Ihre Sexualität ist insofern gegenüber derjenigen der Ascomyzeten vereinfacht, als wir bei ihnen nicht mehr verschiedene männliche und weibliche Fortpflanzungsorgane finden, sondern höchstens Kopulation zweier gleichen Zellen, und auch dies nur bei einigen Arten.

Auch die Bakterien haben als Vereinfachungen im Zellenbau sehr dünne Zellmembranen und außerdem wohl reduzierte Kerne; denn wenn man auch mit A. MEYER annimmt, sie haben echte, differenzierte Kerne, so sind diese doch wohl im allgemeinen auch im Verhältnis zur Zellgröße kleiner als bei den Pilzen: die Bakterienkerne scheinen mir nach MEYER's Abbildungen auch in Sporen- oder Sporenbildungszellen höchstens so groß im Verhältnis zur Zelle, wie es ihrem kleinsten Maß bei Pilzen überhaupt entsprechen würde, und damit kleiner als in den meisten Sporen- und Sporenbildungszellen der Pilze. Von Sexualität aber ist bei Bakterien kaum das Geringste bekannt, ihre Sexualität ist so gut wie völlig geschwunden. Der einzige Fall, in welchem bei Bakterien von Ge-

schlechtlichkeit gesprochen werden kann, wäre wohl der des *Bacillus bütschlii* SCHAUDINN,[1]) wo vor der Sporenbildung zwei benachbarte Zellen, also Tochterzellen einer und derselben Mutterzelle, wieder verschmelzen. Das wäre also, wenn nicht lediglich eine im Beginn wieder rückgängig werdende Zellteilung, höchstens eine Autogamie, nicht eine Paarung von Zellen verschiedener Herkunft, halbwegs vergleichbar jenem Vorgang, wo bei Uredineen anstatt der Befruchtung eine Verschmelzung zweier benachbarter Zellen bei unverschmolzen bleibenden Zellkernen auftritt.

Im allgemeinen lege ich auf die Vereinfachungen der Sexualität größeres Gewicht als auf die des Zellenbaues, weil jene sicherer, zahlreicher und schärfer sind.

Wenn wir nun bei den Flagellaten ebensolche Vereinfachungen gegenüber den Algen finden, dann wäre auch das ein Grund, anzunehmen, daß die einzelligen Flagellaten etwa von vielzelligen Algen abstammen, da diese Vereinfachungen im Bereich der Ascomyzeten den Übergang von der Vielzelligkeit zur Einzelligkeit begleiten. Und gerade das ist der Fall; solche Vereinfachungen sind die springenden Punkte, in denen sich die Flagellaten von den Algen unterscheiden.

Die Flagellaten haben mit Ausnahme der abseits stehenden Dinoflagellaten und der den Algen besonders nahestehenden Form *Pyramimonas* sehr dünne Zellmembranen, dünnere als die Algen, und sie entbehren in diesen Membranen der Zellulose — wiederum mit Ausnahme der Dinoflagellaten und der Familie der Chlamydomonadidae, die zwischen *Pyramimonas* und Volvoxartigen steht. Als Vereinfachung gegenüber den Algen kann auch das Fehlen von Chlorophyll oder ähnlichen Farbstoffen bei einem großen Teil der Flagellaten betrachtet werden. Weiter vereinfacht sich die Membranbildung und die ganze Zellorganisation im höchsten Grade: einmal, wenn amöboide Stadien auftreten, also bei zeitlichen und dauernden Geißelamöben und Amöben überhaupt — denn wir dürfen hier ins Bereich der Rhizopoden übergreifen — zweitens, wenn der Kern schwindet. Letzteres ist bei den Spirochäten der Fall, sicherlich zugleich bedingt durch die durchschnittliche Kleinheit dieser Organismen. In diesen Punkten ist also der Zellenbau gerade der Flagellaten gegenüber dem der Algen vereinfacht.

Daß die Flagellaten auch in der Sexualität gegenüber den

[1]) SCHAUDINN, Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

Algen vereinfacht sind, ist offenkundig; wollen doch manche Botaniker eine konventionelle Grenze zwischen Alge und Flagellat gerade nach dem Merkmal der vorhandenen oder fehlenden Sexualität ziehen, und hauptsächlich aus diesem Grunde pflegt der Botaniker seine Volvocales, die Chlamydomonadidae und die Volvocidae, als eine Reihe von in der Richtung vom Flagellat zur Alge zunehmend sexuell differenzierten Organismen zu beschreiben. Nun ist zwar eine Trennung der Flagellaten von den Algen nach dem Sexualitätsmerkmal nach erwiesenen Kopulationsvorgängen bei einigen Formen, wie *Monas* und einigen Bodonidae, nicht streng durchführbar; im allgemeinen aber bleibt es dabei, daß man die Sexualität der Flagellaten gegenüber der der Algen als eine einfachere hinstellen kann. Denn bei den vielzelligen Algen ist anisogame Copulation von Gameten durchaus die Regel; isogame herrscht mehr bei den einfacheren Algen, wie Conjugaten, Diatomeen und Heterokonten. Einfachere Sexualität — isogame Kopulation oder fehlende — finden wir bei Flagellaten und bei den Rhizopoden, soweit sie den Flagellaten näher stehen, erst bei Radiolarien treten wieder, sei es sekundär, sei es als Rückschlag, d. h. als durch alte Erbanlage erleichterter Neuerwerb, anisogame Gameten auf, sodann bei Sporozoen, und neue Komplizierungen erscheinen erst bei Ciliaten, die weitverbreitete isogame Conjugation, die bei Vorticelliden zur extremsten anisogamen Conjugation unter wieder copulationsähnlicher dauernder Verschmelzung der Paarlinge wird. Nichts derartiges gibt es bei Flagellaten.

Die erwähnten einfachen Organisationsverhältnisse bei den Flagellaten könnten also, ähnlich wie bei den Hefen und Bakterien, Begleiterscheinungen sekundärer Einzelligkeit sein.

Wenn man also bisher die Reihe *Pyramimonas*, Chlamydomonadidae und Volvocidae bis zu *Volvox aureus* als eine Reihe von in der Richtung vom Flagellat zur Alge zunehmender Vielzelligkeit und sexueller Differenzierung zu lesen pflegt, ebenso die einzelligen Formen *Chloramoeba* und *Chrysamoeba* als Vorstufen der Ungleichbewimperten Grünalgen und der Braunalgen betrachtet, so steht doch offenbar nichts im Wege, diese Verbindungen zwischen Flagellaten und Algen stammesgeschichtlich in umgekehrter Richtung zu lesen, im Sinne fortschreitender Vereinfachung.

Als sekundär werden wir die Einzelligkeit schließlich auch dann zu betrachten haben, wenn wir bei einzelligen Formen rudimentäre, anscheinend ihren Zweck verfehlende, nur morphologisch,

als Erbstücke von ehemaligem Wert, zu erklärende Eigenschaften vorfinden anstelle funktionierender bei Vielzellern. Als einen solchen rudimentären Vorgang können wir mit HARTMANN[1]) die schon oben erwähnte Autogamie auffassen, die sich auch bei *Trichomastix lacertae* unter den Flagellaten und bei *Amoeba* (*Vahlkampfia*) *albida* unter den Rhizopoden findet und offenbar eine rudimentäre Hologamie darstellt, zumal sie auch bei Hefen, so gut wie sicher sekundär einzelligen Wesen, wiederkehrt. Als eine Vereinfachung der Sexualität schließt sich diese Eigentümlichkeit den soeben erwähnten anderen Vereinfachungen der Sexualität an und beweist eine geringere Festigkeit der Sexualitätsverhältnisse bei den Protisten gegenüber den so außerordentlich festen, allgemein herrschenden und daher wohl ursprünglicheren bei den Vielzellern. Als rudimentäre Eigenschaft spricht sie ein noch deutlicheres Wort in dem Sinne, daß die Einzeller sekundär einzellig sind.

Wenn ferner ARTHUR MEYER, wie oben ausgeführt, die Kleinheit der Bakterien als sekundäre Anpassung an das Leben in kleinsten flüssigkeitserfüllten Hohlräumen hinstellt, so wies uns LOHMANN[2]) darauf hin, weshalb die marinen planktonischen Geißelalgen im Gegensatz zu tierischen, meist vielzelligen und größeren Planktonten sämtlich klein und einzellig sind, also als Flagellaten auftreten: weil nur Kleinheit des Körpers ihnen die volle Ausnützung des geschmälerten Sonnenlichtes ermöglicht. Also auch aus diesem Grunde können wir die Einzelligkeit der Flagellaten als sekundär, als nützliche Anpassung betrachten.

Die Kleinheit kann als ein bündiger Beweis für die Ursprünglichkeit der Einzeller auch schon deshalb nicht gelten, weil sie nur ein relativer Begriff ist und wir mit den kleinsten Organismen nicht von fern an so winzige Dimensionen herankommen wie die des Eiweißmoleküls, sondern, wie MOLISCH[3]) bemerkte, Organismen, die so klein wären, daß kein Mikroskop sie zeigen könnte, nach seinen Untersuchungen mit dem Ultramikroskop nicht zu existieren scheinen. An Größe der Einzelzellen ist das Organismenreich offenbar nach unten so gut wie nach oben abgeschlossen, und es liegt wenig Grund vor, die Kleinen als dem Anfang näherstehend zu betrachten.

---

[1]) Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges. 1914 S. 25.

[2]) H. LOHMANN: Das Problem der modernen Planktonforschung. Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges., 22. Jahresversammlung 1912.

[3]) H. MOLISCH: Über Ultraorganismen. Bot. Zeitung Jahrg. 36 1908.

In der Frage, ob die Rhizopoden ursprünglicher seien als die Flagellaten oder diese ursprünglicher als jene, gibt es im Zusammenhang mit unseren vorstehenden Erörterungen natürlich nur eine Antwort, die Flagellatenorganisation muß, obschon sie selber nicht schlechthin eine ursprüngliche ist, ursprünglicher sein als die Rhizopodenorganisation. Ganz im Sinne meiner Auffassung liegen daher die Ausführungen von A. Pascher,[1]) nach denen in allen Reihen gefärbter Flagellaten auch ungefärbte Formen auftreten, die Übergangsstadien sich nur in der Richtung von den farbigen zu den farblosen erklären lassen, die sehr verbreiteten rhizopodialen Zustände keine primitive Organisation darstellen, rhizopodiale Zustände vielmehr und schließlich Amöben als völlig farblos gewordene Endglieder von Flagellatenreihen erscheinen und somit die Flagellaten, „himmelweit über jeder theoretisch angeforderten Urform“ stehende Wesen, ursprünglicher als Amöben sind.

Der hier vertretenen Auffassung von der Herkunft der Protozoen dienen ferner alle jene Arbeiten von Dellinger[2]) und von Jennings[3]) zur Stütze, nach denen bei Amöben die einfach-physikalische Erklärung der amöboiden Bewegung oftmals nicht hinreicht, so einleuchtend sie auch in anderen Fällen sein mag, und die Arbeiten von Valentin Häcker,[4]) der die einfach-physikalische Erklärung der Radiolarienskelette endgültig widerlegte. Denn daß die Lebenserscheinungen der Rhizopoden besonders elementar seien, können wir von dem hier dargelegten phylogenetischen Standpunkte aus durchaus nicht mehr erwarten.

Nunmehr habe ich alle Gründe aufgezählt, die es mir nahelegen, die Flagellaten und die Protozoen nicht mehr als besonders ursprüngliche Organismen, sondern als Abkömmlinge von Thallophyten zu betrachten, wenigstens in dem bedingten Sinne, in welchem wir

---

[1]) A. Pascher: Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen. Ber. der deutsch. botan. Ges. Jahrg. 1916. — Derselbe: Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. Versuch einer Ableitung der Rhizopoden. Jena (G. Fischer) 1917. Sonderabdruck aus dem Arch. f. Protistenk. Bd. 38 Heft 1.

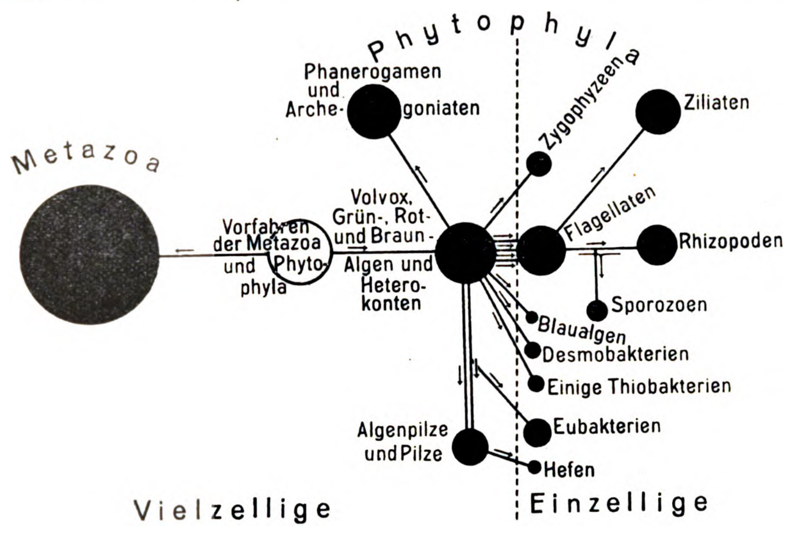
[2]) O. P. Dellinger: Locomotion of Amoeba and alliied forms. Journ. of exper. Zool. III 1916 p. 337—358.

[3]) H. S. Jennings: Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Deutsch von E. Mangold. Leipzig und Berlin, bei Teubner, 1910.

[4]) Valentin Haecker: Über die Mittel der Formbildung im Radiolarienkörper. Verh. d. deutsch. Zool. Ges., 16. Versamml., S. 31—51. Vgl. auch Haecker's Beitrag zu den Wissenschaftlichen Ergebnissen der deutschen Tiefsee-Expedition.

stets nur eine lebende Form oder Gruppe als Abkömmlinge einer anderen lebenden bezeichnen.

Tragen wir nun in unsere Abbildung 1 Pfeilstriche ein, die die Abstammungsrichtungen bezeichnen, so erhalten wir Abbildung 2, die die hier dargelegten stammesgeschichtlichen Auffassungen verdeutlicht.



Textfigur 2.
Abstammungsverhältnisse der Protisten, Metaphyten und Metazoen.

Schuldig bin ich jedoch noch eine Auskunft darüber, wie ich mir im einzelnen den phylogenetischen Vorgang der Umbildung der vielzelligen Alge zum einzelligen Flagellat oder den Hervorgang des letzteren aus jener vorstelle.

Von den zwei oben schon einmal gestreiften denkbaren Möglichkeiten, daß das erste Flagellat entweder durch Freiwerden einer einzelnen Zelle der Alge oder durch Reduktion des vielzelligen Organismus bis zur Einzelligkeit entstand, ist wohl die erstere bei näherem Zusehen abzulehnen; denn nichts macht wahrscheinlich, daß der Vorgang so plötzlich erfolgt sein könnte. Freibewegliche Keimzellen von vielzelligen Organismen werden nach Paarung immer wieder zu vielzelligen Organismen heranwachsen, und anderweitige durch Zufall freiwerdende Zellen könnten in diesem Zustande nicht weiterleben; und nirgends im ganzen Organismenreich finden wir je eine Andeutung davon, daß ein vielzelliger Organismus sich etwa durch Vielteilung in seine einzelnen Zellen auflöst.

Daß sich dagegen vielzellige Organismen nach und nach bis zum wenigzelligen und schließlich zum einzelligen Zustande vereinfachen, ist nicht ungewohnt. Dem kommen ja die Moruloidea nahe, und die Pilze erreichen es namentlich in den Hefen und Bakterien durchaus. Demnach würden die Übergangsformen zwischen Alge und Flagellat in erster Näherung etwa so ausgesehen haben wie die zahlreichen wenigzelligen Formen im Bereich der chlorophyllführenden Thallophyten. Und wahrscheinlich gehen die Flagellaten auf eine Mehrzahl von Algenwurzeln zurück, wie man ja schon lange eine Mehrzahl von Verbindungsbrücken zwischen Flagellat und Alge annimmt. Die verhältnismäßig lückenloseste Formenreihe jedoch, die der Volvociden, verbindet im wesentlichen nur hinsichtlich der Sexualitätsverhältnisse die Alge mit dem Flagellat, dagegen führt kein unmittelbarer Schritt von den unbegeißelten und gleich dem gesamten Pflanzenreich höchstens an der männlichen Gametenzelle eine Geißel erzeugenden Algen zu *Volvox* hin. Auch unterscheidet sich *Volvox* gerade von den Algen durch den Besitz der plasmatischen Zellbrücken, während solche im übrigen Pflanzenreich — bei Pilzen, bei Metaphyten — wie bei Metazoen vorhanden sind. Darum könnte *Volvox* sich vielleicht nicht von solchen Organismen, wie wir sie heute Algen nennen, ableiten, wohl aber von deren Vorfahren, etwa „Proalgen“, vielzelligen Organismen mit Sexualitätsverhältnissen gleich denen von *Fucus* und den Metazoen, mit Interzellularbrücken wie bei Pilzen, Archegoniaten und Metazoen, mit der Fähigkeit zur ausgiebigen Geißel- oder Flimmerbildung, wie sie heute noch die Metazoen haben, und mit Chlorophyll. Diese Proalgenorganisation, die vielleicht in weit vorkambrischen Zeiten noch zwischen Phytophylen und Metazoen vermittelte, wäre sehr labil gewesen, denn der Chlorophyllgehalt drängte zur Unterdrückung der Fähigkeit der Flimmerhaarausbildung, da er Nahrungssuche und Beweglichkeit erübrigt. Darum hat die Proalgenorganisation sich nicht erhalten, außer in den Volvociden, denen sie bei der verhältnismäßigen Kleinheit dieser Organismen zugute kommt; und eben weil k l e i n e n Organismen Chlorophyll- und Geißelbesitz zugleich nützen können, führte die weitere Entwicklung zum einzelligen Flagellat hin, welches heute in größtem Artenreichtum vertreten ist. Unter Verminderung der Zellenzahl konnte aus einem *Volvox* ein Organismus werden, dessen Zellen sämtlich nach wenigen Teilungen Geschlechtszellen liefern, was an *Pandorina* erinnern würde, oder dessen Zellen sämtlich Geschlechtszellen, zur Paarung und zwar zur Kopulation befähigt sind, wie bei *Eudorina.* Damit wäre der physiologische Tod abgeschafft und die

potentielle Unsterblichkeit der Einzeller erreicht. *Eudorina*, bis zur Einzelligkeit reduziert, ergibt ein zur Kopulation befähigtes Flagellat wie *Chlamydomonas*. Ein solches kann aber auch durch Reduktion einer wenigzelligen Alge, bei der nur an Geschlechtszellen die Begeißelung auftritt, hervorgehen. Schließlich kann die Kopulation fortfallen.

Selbstredend lege ich mich auch auf diese Konstruktionen — ich möchte sie nicht Rekonstruktionen nennen — nicht fest; sie sollen nur soviel zeigen, daß der Hervorgang von Flagellaten aus algenartigen Wesen auch im einzelnen denkbar ist.

Wenn nun der Hervorgang der Flagellaten und somit der Protozoen aus vielzelligen algenartigen Wesen sehr wahrscheinlich ist, so würde es nicht unstatthaft sein, den sinnverfehlenden Namen Protozoa durch einen besser passenden und zwar durch Monadozoa zu ersetzen, zumal der Name Protozoa bislang keinen genau begrenzten, sondern einen im Bereich der Flagellaten und Volvociden schwankenden Begriff darstellt, so daß er nicht unter dem Schutz der Priorität stehen kann. Der Name Monadozoa würde sich an die einfache Protomonadinengattung *Monas* anlehnen und zugleich, da *Monas* Einheit heißt, auf die Einzelligkeit hindeuten.

* * *

Nun einige Exkurse.

In einer interessanten Beleuchtung erscheint durch die Annahme der Algenherkunft der Protozoen die Tatsache, daß es auch unter den Ciliaten ein chlorophyllführendes gibt, *Vorticella chlorostigma* Ehrbg. in der sonst gleich allen Ciliaten chlorophyllosen Gattung der Glockentierchen, *Vorticella*. Nach Engelmann [1]) verhält sich der diffuse grüne Farbstoff dieser Art wie pflanzliches Chlorophyll insofern, als er bei Belichtung Sauerstoff abspaltet, um den sich Bakterien scharen, im Dunkeln aber nicht. Der Farbstoff hat ein Spektrum mit Absorptionsbanden im Rot zwischen A und C und einer kontinuierlichen Endabsorption etwa von F an. Schwefelsäurezusatz färbt ihn erst gelb, dann blau, während nicht gefärbte Stücke zerfließen. Engelmann folgert daraus, daß dieses Chlorophyll von pflanzlichem nicht zu unterscheiden ist. Die diffuse Art seines Auftretens ist dieselbe wie bei vielen Flagellaten. Es wäre der einzige Fall von tierischem Chlorophyll, wenn *Vorticella* für den Systematiker

---

[1]) Engelmann: Über das tierische Chlorophyll. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. S. 2 1883.

ein „Tier“ wäre, denn überall wo der Metazoenkörper Chlorophyll birgt, entstammt es der pflanzlichen Nahrung, wie bei Heuschrecken, bei Mollusken, oder es gehört symbiontischen Algen an, wie aus der Zusammenstellung bei v. FÜRTH[1]) zu entnehmen. Nun gehört aber *Vorticella* ins Reich der Phytophylen, und der Chlorophyllbesitz scheidet somit die Phytophylen von den Metazoen besser als die Tiere von den Pflanzen.

Das wäre ein Fall, in welchem die hier von mir vertretene Auffassung von der Herkunft der Protozoen weiter reichenden Erklärungswert gewinnt.

Ein zweiter derartiger Fall wäre vielleicht folgender. Wie gesagt, betrachte ich mit PASCHER die amöboide und wenn auch noch so gut physikalisch-chemisch erklärbare Bewegung als nichts Ursprüngliches; sie ist lediglich eine Folge der durch Kleinheit bedingten einfachen äußeren Organisation und tritt auch sonst im Organismenreich auf: nicht nur bei Phagozyten, sondern infolge sekundärer Vereinfachung tritt ein amöboides Stadium bei Orthonektiden auf; in gewissem Sinne bewegt sich ja auch *Trichoplax*, selbst der Fuß einer jeden Aktinie und sogar Schnecke amöboid: die lappigen Gestaltveränderungen müssen eintreten, wenn ein ihnen entgegenwirkendes stützendes Moment fehlt, und so auch bei Einzellern. Die Annäherung an die amöboide Gestalt ist aber nur eine Art, wie bei immer einfacher werdender äußerer Organisation doch ausgiebige Lebenstätigkeit gewährleistet werden kann. Sie geschieht zum Schaden der leichten Beweglichkeit, und somit liegt die zweite Möglichkeit, bei einfacher Organisation die Lebensfrage zu erledigen, in der Beibehaltung eines Bewegungsorganes, der Geißel; so beim Flagellat. So ungefähr kommt es, daß bei den nächsten Algenabkömmlingen die beiden Formen Flagellat und Amöbe gewissermaßen als Grundformen in den verschiedensten Beziehungen zueinander auftreten, dieselben Grundformen, die einigermaßen auch die der beweglichen Sperma- und der ruhevollen Eizelle sind. Bekanntlich gibt es amöboide Eizellen bei Spongien. —

Bei Ableitung der Flagellaten und somit aller Protozoen von Algen mag auch eine bisher stammesgeschichtlich unerklärt dastehende Eigentümlichkeit aller Protozoenklassen ihre Erklärung finden, die pulsierenden Vakuolen. Es ist allerdings nur eine weitere Hypothese, die ich hier ausspreche, wenn ich meine, dieser Alleinbesitz der Monadozoen, den diese Organismen weder mit Meta-

---

[1]) v. FÜRTH: Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

zoen noch mit Algen teilen, könne ein Rest sein von der großen Zellsaftvakuole der Pflanzenzellen, die bei diesen dadurch zustande kommt, daß sich das Plasma an die Zellulosemembran anlegt und in der Mitte einen höchstens von Plasmafäden durchzogenen Raum frei läßt. Jedenfalls hat die kontraktliche Vakuole der Protozoen es mit den Zellsaftvakuolen der gesamten Pflanzen von den Algen bis zu den Phanerogamen gemein, daß sie dauernd einen Zustrom von Flüssigkeit erhält; da ihr eine damit schritthaltende Abgabe von Flüssigkeit durch Diffusion an Nachbarzellen beim Einzeller versagt ist, muß sie — so könnte man folgern — ihre Flüssigkeit nach außen durch Platzen oder durch vorgebildete Kanäle abgeben.

* * *

Ähnlich wie die Entstehung der Flagellaten und somit der Protozoen wird man sich vielleicht auch die Entstehung derjenigen einzelligen Algen denken können, die sonst noch vorhanden sind: der Konjugaten, der Diatomeen und der Cyanophyceen, die sämtlich heute gut in sich abgeschlossene, doch nur von den Algen abzuleitende Klassen darstellen. Desgleichen die Entstehung jener Bakterien — Desmobakterien und einige Thiobakterien — die Arthur Meyer aus dem System der Eubakterien ausscheidet.

Insbesondere das Fehlen oder die undeutliche Erkennbarkeit des Zellkerns kann wie bei Spirochäten und Eubakterien auch bei Cyanophyceen, Thio- und Desmobakterien wohl am besten als eine sekundäre Erscheinung erklärt werden, genügend begründet durch die Kleinheit dieser Organismen, die einen differenzierten Kern entweder nicht mehr möglich oder nicht mehr nötig macht. Wir können wohl ganz gut annehmen, daß so ursprüngliche Organismen, die einen Zellkern „noch“ nicht besäßen, und die somit echte Moneren wären, nicht existieren.

Möglich also, daß nicht nur die Protozoen, sondern sämtliche Protisten Abkömmlinge vielzelliger Thallophyten sind. Der Beweis dafür wäre vielleicht ähnlich zu führen, wie er hier für die Protozoen versucht wurde.

Die Zukunft mag lehren, inwieweit diese Auffassungen Erklärungswert haben, und ob mit ihnen vielleicht mehr gewonnen ist als mit Versuchen, Zelleigenschaften der Metazoen von denen der Protisten abzuleiten.

Zusammenfassung.

Der gegenwärtige Stand der Forschung scheint mir folgende Auffassungen nahezulegen:

1. Sämtliche Protisten haben nur mit Pflanzen Verwandtschaft, nicht mit Metazoen. Sie bilden mit den Pflanzen zusammen eine systematisch-morphologische Einheit, das Reich der Phytophylen. Die physiologischen Begriffe Tier und Pflanze decken sich nicht mit den morphologisch-systematischen Begriffen Metazoa und Phytophyla. S. 263—267.

2. Viele Gründe sprechen für die Abstammung der Protozoen von vielzelligen algenartigen Organismen. S. 268—285.

3. In einigen Punkten hätte diese Auffassung schon jetzt weiter reichenden Erklärungswert. S. 285—287.

4. Vielleicht stammen auch die übrigen Protisten von vielzelligen Thallophyten ab. S. 287.

Besprechungen.

F. Doflein: *Polytomella agilis.* Zool. Anzeiger, Bd. 47, 1916.

—, Beiträge zur Kenntnis von Bau und Teilung der Protozoenkerne. 1. Die Kernteilung von *Polytomella agilis* Ar. 2. Die Zell- und Kernteilung bei *Ochromonas granularis* n. sp. Zool. Anzeiger, Bd. 49, 1918.

In dem kugeligen Caryosomkern der Phytomonadine *Polytomella agilis* wird die Mitte von einem homogenen Binnenkörper eingenommen; im Außenkern sind feine färbbare Körnchen der Kernmembran aufgelagert. Aus ihnen gehen in der Prophase die Chromosomen hervor, 5 Paare, die „durch vorzeitige Teilung aus 5 Chromosomen entstanden sind". Sie werden in der Anaphase in 2 Gruppen von je 5 Tochterchromosomen zerlegt. Während der Ausbildung der Chromosomen im Außenkern schwillt der Binnenkörper an; dann zerfällt er in eine Gruppe stark färbbarer Klumpen von unregelmäßiger Gestalt und Größe, die in der Regel völlig verschwinden, während die Spindel im Kerninnern auftritt. Die Spindel ist deutlich längsgestreift und hat ziemlich spitze Pole. Doflein macht sehr wahrscheinlich, daß bei der Auflösung des Binnenkörpers ein großer Teil von dessen Substanz, wohl vermischt mit Kernsaft, beim Aufbau der Spindel verwendet wird. Er stützt diese Auffassung durch gelegentlich auftretende Bilder: Einzelne Caryosombrocken können sich in die Länge strecken, indem sie an Färbbarkeit und offenbar an Dichte verlieren und in Längsstreifen der Spindel übergehen. In manchen Fällen bildet sich auch aus dem Binnenkörper ein einheitlicher Zentralstrang, der sich im weiteren Verlauf der Kernteilung hantelförmig durchschnürt. Die Pole des Binnenkörpers sind dabei, besonders in der Pro- und Metaphase, in scharfe Spitzen ausgezogen. Diese Unterschiede im Verhalten des Binnenkörpers lassen sich nach Doflein auf den verschiedenen Grad der Zähigkeit und Löslichkeit der Caryosommasse zurückführen: Bleibt die Substanz des Binnenkörpers relativ dicht und zähflüssig, so entsteht Caryosomstab und Caryosomhantel; verflüssigt sie sich sehr rasch, so bildet sich frühzeitig eine typische Spindelfigur. Die angewandte Technik,

Fixierung und Färbung, mögen auch von Einfluß auf das Zustandekommen der Bilder sein. Centriolen konnte DOFLEIN, obschon er eigens nach ihnen suchte, an den spitzen Spindelpolen nicht finden.

Der Nachweis, daß die Chromosomen bei *Polytomella* in völliger Unabhängigkeit vom Binnenkörper allein aus dem Außenkernmaterial hervorgehen, stimmt gut mit neueren Befunden an anderen Phytomonadinen überein, so daß wir dieses Verhalten für diese Flagellatengruppe wohl als allgemein gültig annehmen dürfen (vgl. auch HARTMANN, Arch. f. Protistenk., Bd. 39, 1918, S. 20). Erhebliche Verschiedenheiten bestehen jedoch noch in den Darstellungen der Autoren über die Entwicklung der achromatischen Figur bei den Phytomonadinen: Während DOFLEIN's Arbeit die Kernteilung von *Polytomella* an die Teilungsweise mit ausgeprägter Binnenkörperspindel anschließt, wie sie sich bei vielen Rhizopoden, besonders bei „Limaxamöben" (Vahlkampfien) und Thekamöben (*Pyxidicula*) findet, rücken die Schilderungen von HARTMANN (l. c) und GEZA ENTZ (Arch. f. Protistenk. Bd. 38, 1918), die bei *Chlorogonium* und *Polytoma* eine Spindelbildung von Zentren an der Kernoberfläche aus darstellen, den Kernteilungsmodus dieser Phytomonadinen an pflanzliche Typen heran, die besonders von Pilzen bekannt sind.

Auch die kleine Chrysomonadine *Ochromonas granularis* n. sp. besitzt einen Caryosomkern, dessen chromatische Substanz in Gestalt stark färbbarer Körnchen der Kernmembran angelagert ist. Das homogene Caryosom quillt zu Teilungsbeginn auf und verschwindet zwischen den Chromatinkörperchen. An seiner Stelle erscheint eine an beiden Polen abgestumpfte Spindel, die sich längs durch den nunmehr ovalen Kernraum zieht. Ihre Enden spitzen sich allmählich scharf zu; sie ist fein längsgestreift, manchmal in der Achse von einem Zentralstrang durchzogen. DOFLEIN nimmt, besonders auf Grund des Vergleichs mit den Verhältnissen bei *Polytomella* an, daß die Spindel auch hier aus der Binnenkörpermasse durch Verquellen und bipolare Anordnung hervorgeht. Während der Anaphase entwickelt sich ein homogenes cylindrisches Zwischenstück zwischen 2 Polkegeln, die immer kleiner werden. In der Telophase wird der Spindelrest zu einem dünnen Strang, der, bevor er durchreißt, oft spiralige Verbiegungen erfährt, die ihn als elastischen stemmenden Stab zwischen den Tochterkernen erscheinen lassen.

Im Außenkern von *Ochromonas* entstehen in der Prophase durch Verschmelzung der zahlreichen kleineren Körnchen des Ruhezustandes wenige Chromatinkörper. Über den Äquator der Spindel spannt sich eine schmale Äquatorialplatte aus, die wahrscheinlich aus zwei stabförmigen Chromosomen besteht, die sich längs spalten.

Die Teilung des Geißelapparates beginnt mit einer hantelförmigen Durchschnürung des einheitlichen (vielleicht auch schon in der Ruhe verdoppelten?) Basalkornes, von dem die zwei ungleich langen Geißeln ausgehen. Jede Basalkornhälfte nimmt eine Geißel mit, die zweite wird neugebildet, wahrscheinlich durch Auswachsen vom Basalkorn. Die Tochterbasalkörner wandern am Vorderende des Körpers auseinander und treten nachträglich an die Pole der unterdessen ausgebildeten Kernspindel, wandern mit diesen an die Enden des sich streckenden Körpers und gehen an der

Seite der sich rekonstruierenden Tochterkerne in die sich trennenden Tochterindividuen über.

Eine ausführliche Darstellung der Ergebnisse DOFLEIN's über *Polytomella* und *Ochromonas* in den „Zoologischen Jahrbüchern" steht bevor.

A. KÜHN.

Alfred Kühn: Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkerns mit Hilfe mehrpoliger Teilungen. Zool. Anzeiger, Bd. 45, 1915.

—, Über die Beziehungen zwischen Plasmateilung und Kernteilung bei Amöben. Zool. Anzeiger, Bd. 48, 1916.

Bei der Kernteilung von „*Limax*-Amöben" (Vahlkampfien) bilden sich aus der Außenkernmasse „Kernfäden", die wie die Metazoenchromosomen äquatoriale Anordnung in der Teilungsfigur zeigen und durch Zweiteilung auf die Tochterkerne übertragen werden, sich dabei aber nicht wie die Metazoenchromosomen längs sondern quer durchteilen. Der Binnenkörper (Caryosom) streckt sich in die Länge und stellt die Achse der Teilungsfigur dar. Seine Enden werden zu dichten Polkappen, das Mittelstück wird zur „Binnenkörperspindel", die sich während der Anaphase in die Länge streckt und in der Telophase durchschnürt. Der Plasmaleib kugelt sich während der Anaphase ab, streckt sich mit der fortschreitenden Streckung der Binnenkörperspindel zur Eiform und schnürt sich während der Telophase mitten durch. Verf. versucht eine Analyse der Kern- und Plasmateilung mit Hilfe gelegentlich auftretender und experimentell erzeugter Abänderungen des normalen Teilungsverlaufes. Aus der Beobachtung des normalen Verlaufes ergeben sich folgende Fragen: 1. Sind die „Kernfäden" trotz ihrer abweichenden Teilungsart, den Metazoenchromosomen gleichwertig? Gilt insbesondere für sie das „Grundgesetz der Zahlenkonstanz", welches besagt, „daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängt, aus wie vielen Chromosomen sich der Kern aufgebaut hat" (BOVERI)? 2. Liegt im Binnenkörper ein „Kernteilungsapparat" vor, ein Gebilde, das aktiv die Ausbildung der Teilungsfigur und die Sonderung der Tochterkerne bestimmt? 3. Welche ursächlichen Beziehungen bestehen zwischen der Plasmateilung und der Kernteilung?

1. Die erste Frage läßt sich beantworten durch die Beobachtung dreipoliger Mitosen und Verfolgung der Tochterkerne in weiteren Teilungen. Die Normalzahl der Chromatinfäden, N, ist 16—18. An die mehrpoligen Kernteilungen schließt sich meist keine Plasmateilung an; die drei simultan entstandenen Kerne können sich in dem einheitlichen Plasmaleib von neuem teilen und dabei gleichen Schritt halten. Bei der dreipoligen Mitose wird der Bestand an chromatischen Einheiten, der sonst zwei Tochterkernen überliefert wird, auf drei verteilt. Wenn das Zahlengesetz gilt, muß bei erneuter Teilung der drei Schwesterkerne die Summe sämtlicher, in allen drei Äquatorialplatten vorhandenen Kernfäden gleich sein der Zahl der Tochterfäden in der vorhergehenden Teilung, also = 2. N. In der Tat stimmt die Summe der Kernfäden mit dieser Zahl (32—36) gut überein. Bei den dreipoligen Teilungen erhalten die drei Pole manchmal ver-

schiedene Kernfadenzahlen; dementsprechend treten auch in den Äquatorialplatten der drei Schwesterkerne bisweilen verschiedene Zahlen auf, deren Gesamtsumme aber immer 2. N. ergibt. So ist die Grundvoraussetzung für die Chromosomennatur der Kernfäden der Amöben, die Gültigkeit des Gesetzes der Zahlenkonstanz, offenbar erfüllt.

2. Der Verlauf der dreipoligen Kernteilungen in seinen verschiedenen Abwandlungen erscheint auch für die Erkenntnis der Teilungsmechanik des Amöbenkerns bedeutungsvoll. Im einfachsten Fall treten beim Übergang zur dreipoligen Teilung gleichzeitig drei Polkörper hervor, und von jedem nach der Mitte zu entfaltet sich eine Binnenkörperspindel, so daß ein „Dreistrahler" entsteht. Nicht selten entfaltet sich aber auch zuerst eine „Hauptspindel" zwischen einem kleineren und einem größeren Polkörper und später teilt sich dieser unter Bildung einer „Neben-pindel" nochmals durch. Durch die Streckung der Nebenspindel wird die Hauptspindel in zwei Längshälften durchgespalten; es entsteht eine „Dreieckfigur", in der 3 Polkörper durch drei Spindeln verbunden sind. Die Chromatinverteilung ist in diesen beiden Spindeltypen verschieden: Zwischen je zwei Polen der Dreistrahler bilden sich annähernd gleich große Äquatorialplatten, aus denen dann annähernd gleich viele Tochterfäden nach jedem Pole rücken. In den Dreiecken findet man erheblich mehr Chromatinfäden im Äquator der Hauptspindel als zwischen den später sich herausbildenden Polen der Nebenspindel, und diese letzte Zahl ist um so kleiner, je später sich diese Pole differenzieren. Sie kann sogar 0 werden, so daß zwischen zwei Polen der dreipoligen Figur sich überhaupt kein Chromatin findet. Diese Beobachtungen zeigen, daß Vorgänge im Binnenkörper selbst, unabhängig vom Chromatin die Polarität der Teilungsfigur, die Streckung und Durchteilung des Binnenkörpers bestimmen. Die Verteilung der chromatischen Masse wird offenbar durch eine von den Polen der Binnenkörperfigur ausgehende Wirkung bestimmt; die stärksten, d. h. am frühesten differenzierten Pole sammeln am meisten Chromatin im Bereich der von ihnen ausgehenden Spindel an. Allerdings einen Einfluß hat auch die Außenkernmasse auf die Ausgestaltung der Binnenkörperfigur: Wenn zwischen die beiden nachträglich sich sondernden Pole gar kein Chromatin gelangt, erfolgt wohl Streckung und Durchteilung der polar differenzierten Binnenkörpermasse, aber die Ausbildung einer Spindel unterbleibt; es entsteht ein „Zweistrahler".

Nach diesen Beobachtungen erscheint ein Vergleich der Binnenkörperfigur in der Kernteilung der Amöben mit der „achromatischen Figur", dem Teilungsapparat der Metazoenzelle, berechtigt.

3. Einen Einblick in die kausalen Beziehungen zwischen Plasmateilung und Kernteilung gewähren: a) Unterbleiben von Plasmateilungen nach einer Kernteilung und das Verhalten mehrkerniger Amöben, b) Plasmateilungserscheinungen im Anschluß an dreipolige Kernteilungen, c) ungleiche und unvollständige Plasmateilungen.

Unter den Beobachtungsbedingungen wurden Teilungserscheinungen am Plasma nur in unmittelbarem Zu-ammenhang mit Kernteilungen gefunden. Eine Zerschnürung von Amöben mit mehreren Ruhekernen in einkernige Stücke trat unter den Versuchsbedingungen nie ein. Zweikernige Individuen können in seltenen Fällen noch einmal zur Plasma-

teilung kommen: Wenn beide Kerne gleichzeitig in Teilung eintreten und beide Spindeln in Telophase parallel nebeneinander gelagert sind, kann senkrecht auf die beiden Spindeln sich eine Furche einsenken, welche die Amöbe in zwei zweikernige Tiere zerschnürt. Wenn sich an eine dreistrahlige Kernteilung eine Plasmateilung anschließt, so schneiden zwischen den drei Tochterkernen gleichzeitig Furchen ein, die den Amöbenleib simultan dreiteilen. Bei Dreieckfiguren der Kernteilung streckt sich das Plasma zuerst in der Richtung der Hauptspindelhälften und schnürt sich senkrecht zu diesen ein, wenn sie sich in Telophase befinden. Später kann auch in der Richtung der nachhinkenden Nebenspindel Plasmastreckung und senkrecht zu ihr Einfurchung stattfinden.

Die Plasmateilung ist also kein autonomer Vorgang, sondern wird zeitlich und räumlich völlig durch die Kernteilung bestimmt. Die Zahl der Plasmastücke wird durch die Kernteilungsfigur vorgezeichnet; die Streckung des Plasmaleibes richtet sich nach der Sonderungsrichtung der Tochterkerne; Eintrittszeit und Ort der Durchfurchung wird ausgelöst durch ein bestimmtes Stadium der Kernteilungsfigur (Telophase) und deren Lage im Plasma. Welcher Art ist die Wirkung der Kernfigur auf das Plasma? In der normalen Amöbenteilung und in den Fällen von Plasmateilung im Anschluß an dreipolige Mitosen lassen sich Streckung und Durchschnürung des Amöbenleibes durch „Stemmwirkung“ der Kernfigur erklären. Wie ein Öltropfen auseinander gezogen wird durch Auseinanderweichen zweier Körper, denen das Öl adhäriert, so kann der Plasmatropfen zerdehnt werden durch das Auseinanderrücken der Tochterkernanlagen infolge der Streckung der Binnenkörperspindel. Diese Annahme läßt auch verständlich erscheinen, daß in den Versuchen die flach ausgebreiteten Amöben in einer dünnen Flüssigkeitsschicht häufig ungeteilt bleiben. Sobald die Abplattung des Amöbenkörpers infolge der Pressung einen gewissen Grad erreicht, findet die Spindel in ihrer vollen Länge in dem scheibenförmigen Körper Platz, ohne in einer Richtung eine dehnende Wirkung auszuüben. Daß aber diese mechanische Stemmung nicht der einzige Einfluß der Kernteilungsfigur ist, der auf eine Plasmateilung hinwirkt, zeigen Fälle von ungleicher und unvollständiger Plasmateilung. Wenn in der abgeplatteten Plasmascheibe die telophasische Kernfigur in einem Radius liegt, mit der einen Tochterkernanlage dem Rande genähert, so können in der Umgebung dieses Tochterkerns Furchen auftreten, die zu einer angebahnten oder vollendeten Abschnürung eines kleinen Plasmastückes führen. Liegt die Spindel in einer Sehne der Plasmascheibe mit beiden Polen nahe am Rande, so tritt öfters eine einseitige radiale Einfurchung zwischen den beiden Tochterkernen auf, die auch zur völligen Durchtrennung des Plasmas führen kann. In diesen Fällen ist eine Stemmwirkung ausgeschlossen, da die Kernteilungsfigur im Plasma frei verschieblich ist. Es muß vom Kernapparat, und zwar von den Tochterkernanlagen, in der Telophase eine physikalisch-chemische Wirkung ausgehen, die durch örtliche Änderung der Oberflächenspannung das Plasma zur Furchenbildung veranlaßt. Der Machtbereich dieser Wirkung ist offenbar beschränkt; denn nur bei einer bestimmten Entfernung der Kernteilungsfigur von der Plasmaoberfläche treten Furchen auf.

Bei der normalen Plasmateilung wirken mechanische Dehnung durch

die Binnenkörperspindel und die physikalisch-chemische Wirkung von den Tochterkernen aus zusammen: Die sich streckende Spindel weist den Tochterkernanlagen die Orte an, von denen sie ihre physikalisch-chemische Wirkung ausüben. Durch die Abmessung ihrer Länge gibt die Kernteilungsfigur dem Plasma die regelmäßige Eiform, in deren Längsachse die Tochterkerne in gleicher Entfernung von den Enden liegen. Hierdurch wird eine symmetrische Kernwirkung und damit äquale Plasmateilung gewährleistet. Bei der Durchschnürungsarbeit werden Plasmadehnung und örtliche Änderung der Oberflächenspannung sich unterstützen.

A. Kühn.

G. Karsten: Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. Zeitschr. f. Botan. Bd. 10 p. 1—20 Taf. I. 3 Fig.

Aus der Arbeit interessieren an dieser Stelle die Versuche mit Conjugaten, die Verf. ansetzte, um über die Periodizität der Kern- und Zellteilungen und ihre Beeinflußbarkeit durch äußere Faktoren ins klare zu kommen.

An einer *Spirogyra*-Art (sie stand der *Sp. crassa* sehr nahe) wies Verf. nach, daß in der Tat, wie man das schon längst vermutete, die Dunkelheit der die Teilungen auslösende Faktor ist. Denn, als er die Individuen nachts beleuchtete und tagüber verdunkelte, wurde die normal nur zwischen 10—12 nachts sich abspielende Teilung auf die Tagesstunden verlegt. Allerdings trat das nicht sofort ein, sondern die *Spirogyra* brauchte erst 4—5 Tage, bis sie sich „umgestimmt“ hatte. Nach einiger Zeit erfolgte dann aber trotz des von außen einwirkenden „Zwanges“ eine Massenteilung, und zwar regellos am Tag und in der Nacht. Gerade die bei nächtlicher Belichtung vor sich gehenden Teilungen interessieren wegen der verschiedenen Abnormitäten. Vor allem kann der Kern ungeteilt bleiben, während die Zelle sich von der Peripherie her zu teilen beginnt, ohne daß die Teilung freilich völlig durchgeführt wird. In der folgenden Dunkelperiode wurde die Unregelmäßigkeit dann meist wieder ausgeglichen.

Bei den untersuchten Desmidiaceen: *Cosmarium Botrytis* und *Closterium moniliferum* fanden Kernteilungen sowohl am Tag wie in der Nacht statt, aber mit einem deutlichen Maximum gegen Mitternacht und einem ebensolchen Minimum um die Mittagszeit. *Mesotaenium Endlicherianum* schließlich zeigte wieder etwas stärkere Hemmungen der Teilungen durch das Licht, jedoch niemals so stark wie bei *Spirogyra*. Im übrigen macht Verf. zahlreiche Detailangaben über den Verlauf der Mitosen der drei letztgenannten Spezies mit ihren „Caryosomkernen“ und bringt auch Beschreibungen von Abnormitäten, die dann auftreten, wenn eine Trennung der neugebildeten Schalenhälften voneinander aus irgendeinem Grunde verhindert ist.

G. Tischler (Hohenheim).

E. Paravicini: Zur Frage des Zellkernes der Bakterien. Centralbl. f. Bakteriol. II. Abt. Bd. 48 p. 337—340. 12 Fig.

Die sehr interessante kurze Mitteilung knüpft an Untersuchungen von Artur Meyer an, der bekanntlich in einigen Fällen einen echten Zell-

kern bei den Bakterien glaubt nachgewiesen zu haben. Da dieses Resultat aber den GUILLIERMOND'schen Ansichten über „Chromidialsubstanz" bei Bakterien völlig widersprach, stellten sich die meisten Cytologen skeptisch zu ARTUR MEYER's Funden. Nun verifiziert aber Verf. dessen Beobachtungen bei *Bacillus mycoides*, *B. megatherium* und *Bacterium aerogenes*. Indem er flüssig gemachtes Nähragar direkt auf die Objektträger brachte, es mit den Bakterien impfte und diese dann in schwächerer FLEMMING'scher Lösung fixierte, erreichte er, daß jede Schrumpfung der Protoplasten vermieden wurde. Hämatoxylinfärbung ergab darauf bei dem sporenbildenden *Bacillus mycoides* und *B. megatherium* je einen Nucleus in der Zelle, bei dem nicht sporenbildenden *Bacterium aerogenes* dagegen sechs. Vor jeder Zellteilung teilen sich die Kerne, und bei den sporenbildenden Arten wird jeder Nucleus zum Mittelpunkt der jungen Spore, genau wie es ARTUR MEYER beschrieb. Sollte bei weiterer Nachprüfung durchweg das Vorkommen echter Kerne bei den Bakterien sich herausstellen, so müßten GUILLIERMOND's Beobachtungen so zu deuten sein, daß dieser die zahlreichen ergastischen Gebilde in der Zelle vom Kern nicht zu trennen vermochte. Auch für die Cyanophyceen, bei denen man schon zu einem gewissen Abschluß gekommen schien, müßten die Forschungen ganz neu aufgenommen werden. G. TISCHLER (Hohenheim).

Petersen, Johs. Boye: Om Synura Uvella Stein og nogle andre Chrysomonadiner. (Vidensk. Medd. Dansk. naturhist. Foren. Bd. 69 S. 345—357.)

Der Autor nahm die Untersuchungen, die A. FISCHER seinerzeit über die Flagellatengeißeln machte, mit den gleichen Methoden an Chrysomonaden wieder auf. Es zeigte sich, daß die beiden Geißeln von *Synura Uvella*, die anscheinend gleich sind, nach der Präparation nicht die gleichen Bilder ergaben. Die eine ist einfach peitschenförmig, die eine sieht aber durch zwei Reihen feiner Fädchen fiedrig aus. Die Peitschengeißel dagegen ist einfach und besteht aus einem stärkeren Basal- und einem dünnen Endteile. Auch die Bewegung der zwei Geißeln ist an der schwimmenden Kolonie nicht dieselbe. Die Fiedergeißeln bleiben radiär resp. in der Richtung der Bewegung der Kolonie orientiert, die Peitschengeißeln dagegen mehr tangential. Eine ähnliche Differenzierung der beiden Geißeln fand PETERSEN auch an anderen Chrysomonaden, die den Ochromonadalen angehören und die von vornherein zwei sehr ungleich lange Geißeln haben: sowohl *Uroglena Volvox* wie auch *Dinobryon Sertularia* haben eine Fieder und eine Peitschengeißel und zwar ist es in beiden Fällen die längere Geißel, die den Fiederbesatz hat, die kürzere die, die peitschenförmig ist. Daß die zweiseitige Anordnung an der Fiedergeißel nur durch die Präparation zustande kommt, während in Wirklichkeit die kleinen Fiederchen allseitig um die Geißel stehen, liegt auf der Hand.

Ähnliche Geißelverhältnisse hat A. FISCHER auch bei andern Flagellaten spez. bei *Monas guttula* gefunden. Es ist nun bedeutsam, Ref. möchte auf diesen Umstand bereits hier aufmerksam machen, da PETERSEN in seiner Arbeit keine Auswertung seiner Resultate vornimmt, daß auch nach allen anderen morphologischen Momenten die Gattung *Monas* mit aller Wahrscheinlichkeit farblose gewordene Chrysomonaden resp. Ochromonaden

umfaßt (vgl. die Arbeiten SCHERFFEL's) *Monas* besitzt wie die Chrysomonaden Leukosin und auch ihr Cystenbau deckt sich völlig mit dem der Chrysomonaden: Silikatcysten mit Porus und Stopfen. Außerdem besitzen viele *Monas*-Arten Augenflecke — der letzte Rest des verloren gegangenen Chromatophorenapparates. Demnach bestätigt auch die Geißelstruktur völlig die Annahme vom abgeleiteten Charakter der *Monas*-Arten.

Ref. möchte auch hier auf die Bedenken hinweisen, die er bereits wiederholt bei den FISCHER'schen Geißeluntersuchungen geäußert hat. Er meint nicht, daß aus den Ergebnissen dieser Präparationsmethoden gefolgert werden könne, daß das lebende Organ völlig den gefärbten Gebilden entspreche, sondern glaubt, daß die gesehenen Formverhältnisse erst durch die Präparation hervorgerufen werden, daß also derartige Fiedergeißeln im Leben nicht völlig so vorhanden sind, also auch darin ein beträchtlicher Unterschied zwischen Präparat und lebendem Organismus vorhanden sei. Das ändert nichts an der Tatsache, daß wirklich zwei verschieden strukturierte Geißeltypen vorliegen, deren eine präpariert eben das Bild der Flimmergeißel gibt.

Verf. hat auch die Hülle von *Synura Uvella* untersucht und gefunden, daß die anscheinend einheitliche Hülle sich aus Schüppchen zusammensetzt, die dachziegelartig zusammenschließen. Die von verschiedenen Autoren gesehenen Dornen und Stacheln der Hülle sind demnach nichts anderes, als die feinen z. T. aufgebogenen Enden der Hüllschüppchen.

Die cytologische Untersuchung der Protoplasten ergab — diese Untersuchung war nebenbei gemacht, — zentral einen großen Kern mit stark färbbarem Nukleolus. Die Kernmembran ist wenig deutlich. Den Kern umgibt granulöses Cytoplasma, das nun teilweise den Zwischenraum zwischen Kern und Chromatophoren ausfüllt, gegen das vordere Ende der Protoplasten mehr entwickelt ist als gegen das basale, welches infolge der durch die Präparation herausgelösten Leukoines als großer Hohlraum erscheint.

Dem Ref. scheinen die Ergebnisse dieser Geißeluntersuchungen recht bedeutsam, sie helfen uns — weiter ausgebaut — vielleicht dazu, die nötigen Korrekturen am Geißelsystem der Flagellatenreihen anzubringen, die es einem „natürlichen“ System baldmöglichst annähern. Im speziellen Falle dienen sie zur Klärung der Isochrysidalen unter den Chrysomonaden, aus der bereits CONRAD *Hymenomonas* entfernt hat, so daß nun ein anscheinend ziemlich inhomogener Rest verbleibt. In anderer Hinsicht erscheinen aber auch die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Chrysomonaden verwickelter als man bis jetzt angenommen hat und fordern erst recht zu einer einheitlichen Untersuchung der ganzen Gruppe auf.

A. PASCHER.

A. Pascher: Eine Bemerkung über die Zusammensetzung des Phytoplanktons des Meeres. (Biolog. Zentralbl. Bd. 37, Nr. 6 1917.)

Das marine Phytoplankton ist bekanntlich durch einen außerordentlichen Reichtum von braunen Planktonten verschiedenster Verwandtschaft charakterisiert, während im pflanzlichen Plankton des süßen Wassers die Chlorophyceen den Ton angeben. Auf diese allgemein bekannten Unterschiede weist PASCHER zunächst hin, um sodann die Ergebnisse seiner

Untersuchungen der beiden Algengattungen **Halosphaera** und **Meringosphaera** heranzuziehen, denen zufolge beide gar keine echten Chlorophyceen sondern Heterokonten sind. Der Autor kommt daher zu dem Schlusse, daß wir derzeit überhaupt keine marine planktonische Grünalge kennen, während sie im Süßwasser die dominierende Rolle spielen. Da nun PASCHER *Meringosphaera* und *Halosphaera* zu den Heterokonten reiht und diese zugleich mit den Bacillariales und den Chrysomonadinen zu den Chrysophyta (nach PASCHERS System) gehören, so wird das marine Phytoplankton abgesehen von den Blaualgen nur von den zwei Stämmen der braunen Algen gebildet: den Chrysophyta und den Pyrrhophyta. Dazu kommen nun freilich noch marine echt planktonische Volvocales.

Mit Recht weist der Autor darauf hin, daß das Fehlen planktonischer Chlorophyceen im Meere recht verwunderlich ist, da im Phytobenthos des Meeres die Grünalgen fast mit allen Reihen reichlichst vertreten sind.

J. SCHILLER, Wien.

A. Pascher: Von der merkwürdigen Bewegungsweise einiger Flagellaten. (Biol. Zentralbl. Bd. 37, Nr. 9.)

In vorliegender Arbeit beschreibt PASCHER eine in kleinen mit faulenden Algen ausgefüllten Lachen lebende kleine grüne Monade mit ganz abweichendem Bau, die er bei **Warnemünde** fand. Die Zelle hat die Form einer schalenförmigen ziemlich stark gebogenen Platte, die annähernd einem Hohlkugelabschnitte entspräche, aber gegen die Ränder mehr flach und weniger gewölbt ist. In der Mitte war sie am dicksten, gegen die Ränder verdünnte sie sich allmählich. Der Rand ist viereckig mit leicht vorgezogenen Ecken. Auf der konvexen Seite liegt ein grüner unregelmäßig gelappter Chromatophor ohne Pyrenoid. Ein großes Stigma und Stärke fand der Autor immer. An jeder Ecke der stark metabolischen Zelle befindet sich eine lange zarte sehr schlaffe Geißel. Vermehrung durch Längsteilung. Es ist also eine nackte Volvokale zu den Polyblepharidinen gehörig.

Eine ähnliche Zellform hatte eine andere farblose Flagellate, die in alten Kulturen mit Meeresalgen wuchs. Die Form erwies sich durch den Besitz der Quer- und Längsfurche als Peridinee, die jedoch nur die Quergeißel besitzt. PASCHER nennt die obige Form *Medusochloris*, letztere *Clipeodinium*.

Bei beiden ist nun die Geißel kein eigentliches Fortbewegungsorgan mehr, denn sie bewegen sich durch rhythmische Kontraktionen des schirmförmigen Protoplasten, wie bei *Craspedotella*, *Leptodiscus* oder den Schirquallen. Bei beiden geht auch der Schirm mit der konvexen Seite voran. Doch ist dies nicht derselbe Pol wie bei den Monaden.

Durch die Klappbewegungen des Schirmes wird der Körper von *Medusochloris phiale* und *Clipeodinium medusa* vorwärts getrieben, wobei bei ersterer Art das morphologische Hinterende, bei letzterer das Vorderende voran geht. Die Achsen stehen schief zur Bewegungsrichtung und es erfolgt zugleich Rotation um die Längsachse und schraubige Rotation um die Bewegungsrichtung.

Beide Formen haben auch noch Bewegung durch die Geißeln sich bewahrt. Bei *Clipeodinium* ist es dann die Quergeißel, die Rotation und sehr unbeholfenes Hin- und Herschaukeln ohne wesentliche Ortsveränderung erzeugt. *Medusochloris* hingegen hat noch Fortbewegung durch die Geißeln. wobei die Geißeln und die hohle Seite vorangehen. Es ist aber nicht mehr jene rasche und leichte Bewegung, die wir sonst bei den Volvokalen beobachten, sondern nur ein langsames wackelndes Vorwärtsschrauben. Die Geißeln sind nicht mehr auf der Höhe ihrer Leistungsfähigkeit.

Bestimmte Strukturen im Protoplasten, die mechanisch diese merkwürdigen Bewegungsarten erklären könnten, konnte der Verf. nicht nachweisen. Bewegungen der beschriebenen Art waren bislang für pflanzliche Organismen absolut unbekannt. J. SCHILLER, Wien.

Hartmann, M.: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung) der Phytomonadinen (Volvocales). II. Mitteilung. Über die dauernde, rein agame Züchtung von *Eudorina elegans* und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. (Sitzungsb. Akad. Wiss. Berlin, Phys.-math. Kl., 52, 1917, 760—776.)

HARTMANN hat die alte Frage, ob die Befruchtung als eine Art Verjüngungs- oder Regulationsvorgang zu beurteilen sei, hervorgerufen oder bedingt durch ein Altern, wenn auch nicht der Individuen, so doch der Generationen, einer neuen Prüfung unterzogen. Er setzt auseinander, daß die bisherigen Versuche, die diese Frage an Infusorien, an Algen und Pilzen oder Amöben lösen wollten, nicht einwandfrei sind. Ein sehr günstiges Objekt fand er in der Volvocinee *Eudorina elegans*. Die Größe ihrer Kolonieen und das Zusammenfallen von fünf Teilungen auf einen kurzen Zeitabschnitt bot für die Durchführung genau kontrollierter Zuchten große Vorteile. Es kam ja darauf an festzustellen, ob dieser Organismus, der in der freien Natur regelmäßig mindestens einmal im Jahr eine geschlechtliche Fortpflanzung durchmacht, sich dauernd ungeschlechtlich vermehren kann, ohne jegliche Schädigung, Depression oder irgendwelche andere regulierende Zellvorgänge als die, welche bei der gewöhnlichen Zellteilung sich finden. Diese Feststellung ist HARTMANN einwandfrei gelungen. Er hat *Eudorina* 550 Individualgenerationen hindurch rein agam gezüchtet.[1]) Diese in $2^1/_2$ Jahren erzielte Zahl von Generationen, bei denen keine Depression oder sonstige Zell- und Kernregulation vorkam, scheint groß genug, um annehmen zu dürfen, daß in derselben Weise *Eudorina* dauernd gezüchtet werden kann. Die eingangs erwähnte Frage muß also dahin beantwortet werden, daß die Bedeutung der Befruchtung nicht in einer Verjüngung oder Regulation gesucht werden kann, sondern anderswo liegen muß.

Zum Schluß wirft HARTMANN noch die Frage auf, was dieses Ergebnis für das Todproblem bedeutet. Wenn seine Versuche auch gezeigt haben, daß es ein Altern von Generationen bei Protisten nicht zu geben

[1]) Zusatz bei der Korrektur: Die Zahl der Generationen hat sich inzwischen auf 790 erhöht (HARTMANN).



braucht, so wäre es doch falsch, dies als „Unsterblichkeit“ zu bezeichnen. Denn die Begriffe Tod, Alter, Unsterblichkeit kann man nach dem Sinne, der ihnen innewohnt, nur für Individuen anwenden. Auch für die offenen biologischen Systeme, wie die meisten Pflanzen es sind, hat die Frage, ob sie altern und sterben müssen, keinen Sinn, weil sie keine Individualität besitzen. Sie gilt also nur für die geschlossenen biologischen Systeme, also für die Metazoen und die meisten Protisten. Für jene ist sie keine Frage, sondern eine Tatsache, für diese aber bleibt sie noch experimentell zu prüfen. NIENBURG.

Harder, R.: Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen hauptsächlich dem endophytischen *Nostoc punctiforme*. (Zeitschr. f. Bot., Bd. 9, 1917, 145—242.)

PRINGSHEIM's Ernährungsversuche mit Oscillarien (s. Ref. Arch. f. Protist. Bd. 36) hatten das überraschende Ergebnis gezeitigt, daß diese Algen, trotz ihres Vorkommens an allen möglichen mit organischen Stoffen verunreinigten Orten, zu heterotropher Ernährung wenig oder garnicht befähigt sind. Daß dies nicht für alle Cyanophyceen gelten kann, zeigt das Vorkommen von *Nostoc punctiforme* in den fußtief unter der Erde befindlichen Rhizomen von *Gunnera*. Denn es ist ohne weiteres klar, daß die Algen hier unbedingt von der Assimilation der Kohlensäure ausgeschlossen sind. Da aber experimentelle Beweise für die Heterotrophie dieser und anderer endophytischer Cyanophyceen nicht vorliegen, nahm sich der Verf. vor, den *Nostoc* aus der Wirtspflanze herauszuzüchten und in absoluter Reinkultur seine Ernährungsbedingungen zu prüfen.

Die Reinkultur war mit noch größeren Schwierigkeiten verbunden als bei PRINGSHEIM's Oscillarien, weil dessen Kieselplattenmethode wegen der geringen Beweglichkeit des *Nostoc* versagte. Schließlich kam HARDER in folgender Weise zum Ziel. Als Substrat diente gut gewässerter 1 proz. Agar, auf dem die Algen besser auskrochen als auf der Kieselgallerte. Zunächst wurde durch immer erneutes Anwenden der Kochschen Plattengußmethode das Material von den größten Bakterienmengen gereinigt. Dann wurden sporenhaltige Fäden auf Agar weiter geimpft und die auskeimenden Keimfäden, die positiv phototaktisch sind, durch Licht in den Agar hineingelockt. Sie krochen unter Umständen einige Zentimeter weit, streiften sich dabei die noch anhaftenden Bakterien ab und bildeten dann wieder Sporen. Die Überimpfung wurde solange wiederholt, bis bei Übertragung auf organisches Substrat keine Bakterienentwicklung mehr auftrat.

An den so gewonnenen Reinkulturen wurde zunächst die Entwicklungsgeschichte genau verfolgt. Da sie von geringerem allgemeinen Interesse ist, können wir gleich zu den Ernährungsversuchen übergehen.

Das Verhalten des *Nostoc* gegen Mineralstoffe war nicht wesentlich anders als es PRINGSHEIM und seine Schüler für andere Cyanophyceen geschildert haben. Bei Darbietung organischer Substanzen dagegen ergaben sich für *Nostoc punctiforme*, wie das nach seinem natürlichen Vorkommen zu erwarten war, abweichende Resultate. Schon bei Vergleichskulturen auf anorganischen und organischen Böden im Lichte zeigte sich, daß die Kolonieen auf diesen viel dicker wurden als auf jenen. Offenbar weil die

organische Ernährung auch den weniger gut beleuchteten Tiefenfäden trotz mangelhafter Assimilationsmöglichkeit ein kräftiges Wachstum erlaubte. Diese günstige Beeinflussung durch organische Substanzen war besonders deutlich im Herbst und Winterlicht. Am stärksten trat der Gegensatz zwischen organischer und anorganischer Ernährung natürlich bei völliger Dunkelheit hervor, wo überhaupt nur bei künstlicher Ernährung Entwicklung stattfand, auf Mineralsalz aber jedes Wachstum unterblieb. Diese wichtige Tatsache wurde in mehreren Versuchsreihen erhärtet, bei denen unter anderem festgestellt wurde, daß eine Spore auf organischem Boden in absoluter Dunkelheit zu einer Kolonie heranwuchs, die 3000 mal größer war, als die Spore.

Der Verf. prüfte dann den Nährwert einer großen Reihe organischer Verbindungen im Licht und im Dunkeln. Im Lichte war das Wachstum im allgemeinen sehr viel besser als im Dunkeln, woraus sich ergibt, daß auch bei Darbietung organischer Nahrung die autotrophe Ernährung eine große Rolle spielt. Der Nährwert der einzelnen organischen Verbindungen war verschieden. Gutes Dunkelwachstum wurde beobachtet auf verschiedenen Hexosen, Di- und Polysachariden. Dabei spielte natürlich die Konzentration eine große Rolle, so war bei 0,1—5,0 Proz. Rohrzucker eine deutliche Entwicklungssteigerung der Algen mit zunehmender Konzentration zu erkennen, Konzentrationen von über 10 Proz. erwiesen sich aber als schädlich. Die Alkohole stellten weniger günstige Nährstoffquellen dar und noch schlechtere die organischen Säuren.

Der Verf. betont, daß aus den positiven Wachstumsergebnissen mit *Nostoc punctiforme* im Dunkeln nicht geschlossen werden dürfe, daß alle Cyanophyceen zu heterotropher Ernährung befähigt sind, und daß kein Grund vorliegt, an der Richtigkeit von PRINGSHEIM's negativen Ergebnissen mit *Oscillaria brevis*, *O. tenuis* und einer *Nostoc*-Spezies zu zweifeln.

NIENBURG.

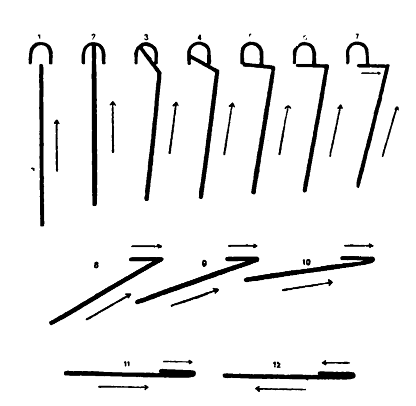
Harder, R.: Über die Bewegung der Nostocaceen. (Zeitschr. f. Bot., Bd. 10, 1918, 177—244.)

Eine *Nostoc*-Pflanze bildet während des größten Teiles ihres Lebens eine unbeweglich am Orte liegende Kolonie. In gewissen Entwicklungsstadien löst sie sich aber in kriechende Fäden — Hormogonien — auf, welche analog den Zoosporen der Algen, zur Verbreitung der Art dienen. Die Bewegungen dieser Hormogonien näher zu untersuchen, war die Aufgabe, die sich HARDER für seine zweite Arbeit gestellt hatte.

Die Bewegung der Hormogonien besteht in einem Hin- und Herkriechen, ähnlich wie es die Oscillarien machen, wobei einmal das eine Ende und dann das andere Ende vorangehen. Dabei sind die Hin- und Herbewegungen um so häufiger, je jünger der Faden ist. Später kriechen die Fäden meistens in unveränderter Richtung gleichmäßig dahin, und eine Umkehr tritt hauptsächlich durch sichtbare äußere Veranlassung auf. Diese liegt häufig in einer mechanischen Hemmung durch Anstoßen der Spitze gegen ein Hindernis. Bei kurzen Fäden schalten darauf meistens alle Zellen ihre Bewegung um, sodaß sich der ganze Faden rückwärts bewegt. Bei längeren Fäden kommt es dagegen zu einem Knick in ihrem vorderen

Teil. Mit der Knickstelle als Spitze kriecht dann der Faden an dem Hindernisse vorbei, wobei das kurze Vorderende in der in der Abbildung dargestellten Weise an den Hauptteil anklappt. Durch die mechanische Hemmung wird also der vordere Teil des Fadens zur Umkehr veranlaßt, während das Hinterende dadurch unbeeinflußt blieb.

Auch auf eine plötzliche Verdunkelung antworten die *Nostoc*-Fäden, ebenso wie es NIENBURG für die Oscillarien nachwies (s. Ref. Arch. f. Prot. Bd. 38), durch eine Bewegungsumkehr. Aber während die Oscillarien immer als Ganzes umkehren, reagieren die *Nostoc*-Hormogonien auch auf den Dunkelreiz nicht einheitlich. Manchmal kehrt nur das Vorderende um wie beim mechanischen Reiz, manchmal nur das Hinterende, so daß ein zentrifugaler Zug im Faden entsteht, der zu Zerreißung führen kann. Auf Grund dieser Beobachtungen kommt der Verf. zu der Anschauung, daß der Bewegungsmechanismus bei den *Nostoc*-Fäden ein anderer sein muß, als ihn FECHNER (s. Ref. Arch. f. Prot. Bd. 36) für die Oscillarien beschrieben hat. Man kann ihm darin nur beipflichten, denn schon das Fehlen der Drehung der Fäden um die Längsachse bei *Nostoc* beweist das. Außerdem zeigen HARDER's Beobachtungen, daß bei den Hormogonien von *Nostoc* ein Schieben vom hinteren Teil des Fadens vorliegen muß (s. die Abb.), während bei den Oscillarien die Spitze des Fadens gewissermaßen vorwärts zieht. Gemeinsam ist beiden, daß die Bewegung durch ausgeschiedenen Schleim hervorgerufen wird. Während aber FECHNER diese Schleimausscheidung bei den Oscillarien künstlich sichtbar machen und so nachweisen konnte, daß der Schleim von beiden Enden nach innen abgeschieden wird, wodurch der Faden nach dem Ende gezogen wird, an dem die stärkere Ausscheidung stattfindet, ist das HARDER für die *Nostoc*-Fäden leider nicht geglückt. Er stellt sich vor, daß die Ausscheidung in allen Zellen gleichzeitig stattfindet. Dann müßten die Zellen befähigt sein, der Schleimabsonderung jeden Augenblick eine andere Richtung zu geben, je nachdem sie vorwärts oder rückwärts kriechen. Wie das möglich sein soll, bleibt ein ungelöstes Problem. Wenn HARDER aber meint, daß auch bei den Oscillarien die Erklärung des Zustandekommens der Umkehr auf dieselben Schwierigkeiten stößt, so muß ich dem widersprechen. FECHNER scheint mir eine ganz lückenlose Erklärung der Oscillarienbewegung geliefert zu haben. Es ist auch nicht richtig, wenn HARDER aus den Beobachtungen FECHNER's den Schluß zieht, daß auch bei den Oscillarien „unter Umständen die Zellen fähig sind, verschieden gerichtete Schleimquellung zu erzeugen“. Die Indigokörnchen, die an der Schleimhülle der FECHNER'schen Oscillarien klebten, drehten sich immer in einer der Be-



(Zeitschr. f. Bot. 1918, 10, S. 193. Abb. 1.) Schematische Darstellung der Bewegung eines Hormogoniums bei mechanischer Hemmung. Nach HARDER.

wegungsrichtung der Fäden entsprechenden Schraubenlinie. Um das einzusehen, muß man bei der Beurteilung der FECHNER'schen Angaben nur beachten, daß die Körnchen am hinteren Ende häufig durch den vorne erzeugten Schleim abgestreift werden, wobei sich ihr Drehungssinn gegenüber der Phase, in der sie vorne waren, natürlich ändern muß.

Besonders gut durchgearbeitet sind die Beobachtungen des Verf. über die Abhängigkeit der Bewegungsgeschwindigkeit von Temperatur und Lichtintensität. Bei Erhöhung der Temperatur um je 10 ° C wird die Geschwindigkeit ungefähr verdoppelt. Das VAN'T HOFF'sche Gesetz hat also für die Bewegung Gültigkeit. Das Optimum der Geschwindigkeit liegt bei ungefähr 30°, weitere Temperatursteigerung bleibt zunächst ohne Einfluß, oberhalb etwa 35° C tritt Verlangsamung, und bei ungefähr 40° Wärmestarre ein. In der Nähe von 0° ist die Bewegung unverhältnismäßig stark verlangsamt.

Bei intensivem Licht kriechen die *Nostoc*-Fäden wie die Oscillarien (vgl. d. Ref. über NIENBURG) schneller als bei schwachem. Helligkeitsabstufungen bei niedrigen Lichtintensitäten (unter 100 M.— K.) haben einen bedeutend stärkeren Einfluß auf die Änderung der Geschwindigkeit als Intensitätsvariationen bei starkem Licht. Was den Ort der Aufnahme des Lichtreizes anbetrifft, so kommt HARDER zu denselben Ergebnissen wie NIENBURG für die Oscillarien, daß nämlich die Sensibilität gleichmäßig über den ganzen Faden verteilt ist. NIENBURG.

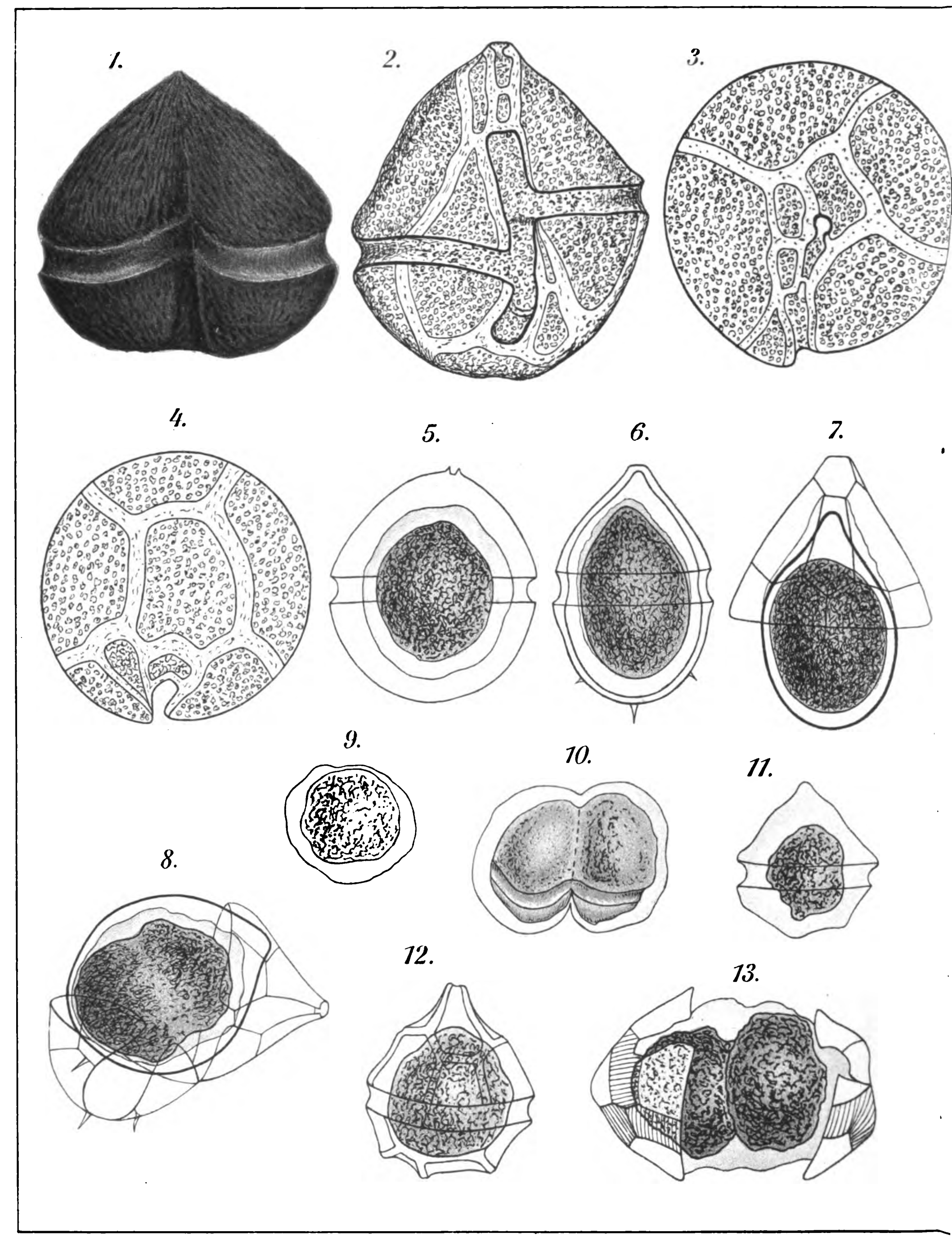
Schmid, Günther: Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. (Flora, N. F., Bd. 11, 1918, 327—379.)

Die Arbeit von SCHMID ist in ihrem experimentellen Teile schon vor der FECHNER'schen fertig gestellt gewesen. Darauf ist es wohl zurückzuführen, daß der Verf. seine Einwände gegen die FECHNER'sche Bewegungstheorie weniger durch neue experimentelle Tatsachen als durch gefühlsmäßige Erwägungen stützt. Denn, was er über das Gegeneinanderarbeiten der Fadenenden und die damit zusammenhängende Bogenbildung der Fäden, besonders bei starken Wärmereizen auf das eine Ende, beobachtet hat, steht mit der FECHNER'schen Theorie durchaus nicht im Widerspruch. FECHNER hat ja selbst darauf hingewiesen, daß bei Reizen, die eine negative Bewegung hervorrufen, häufig die Schleimausscheidung an dem bisherigen Vorderende noch fortdauert, wenn sie an dem bisherigen Hinterende schon eingesetzt hat. Dadurch muß dann eine Torsion des Fadens hervorgerufen werden, die wieder Bogenbildung, verbunden mit Gegeneinanderrücken der Enden zur Folge hat. Daß solche Torsionen auch bei SCHMID eine Rolle spielten, geht aus seinen eigenen Worten hervor: „Schließlich ist noch die Richtung der Achsendrehung des Fadens anzuführen. Drehen sich denn bei verschiedener Bewegungsrichtung der Enden diese in verschiedener Richtung? Das ist der Fall. Es dreht sich, etwa von einem Ende aus betrachtet, das eine von rechts nach links, das andere umgekehrt".

Wenn man deshalb in des Verf.'s Bemerkungen zur Theorie der Oscillarienbewegung auch keinen Fortschritt gegenüber FECHNER erkennen wird, so bleiben doch seine übrigen Ergebnisse wertvoll. So hat er ge-

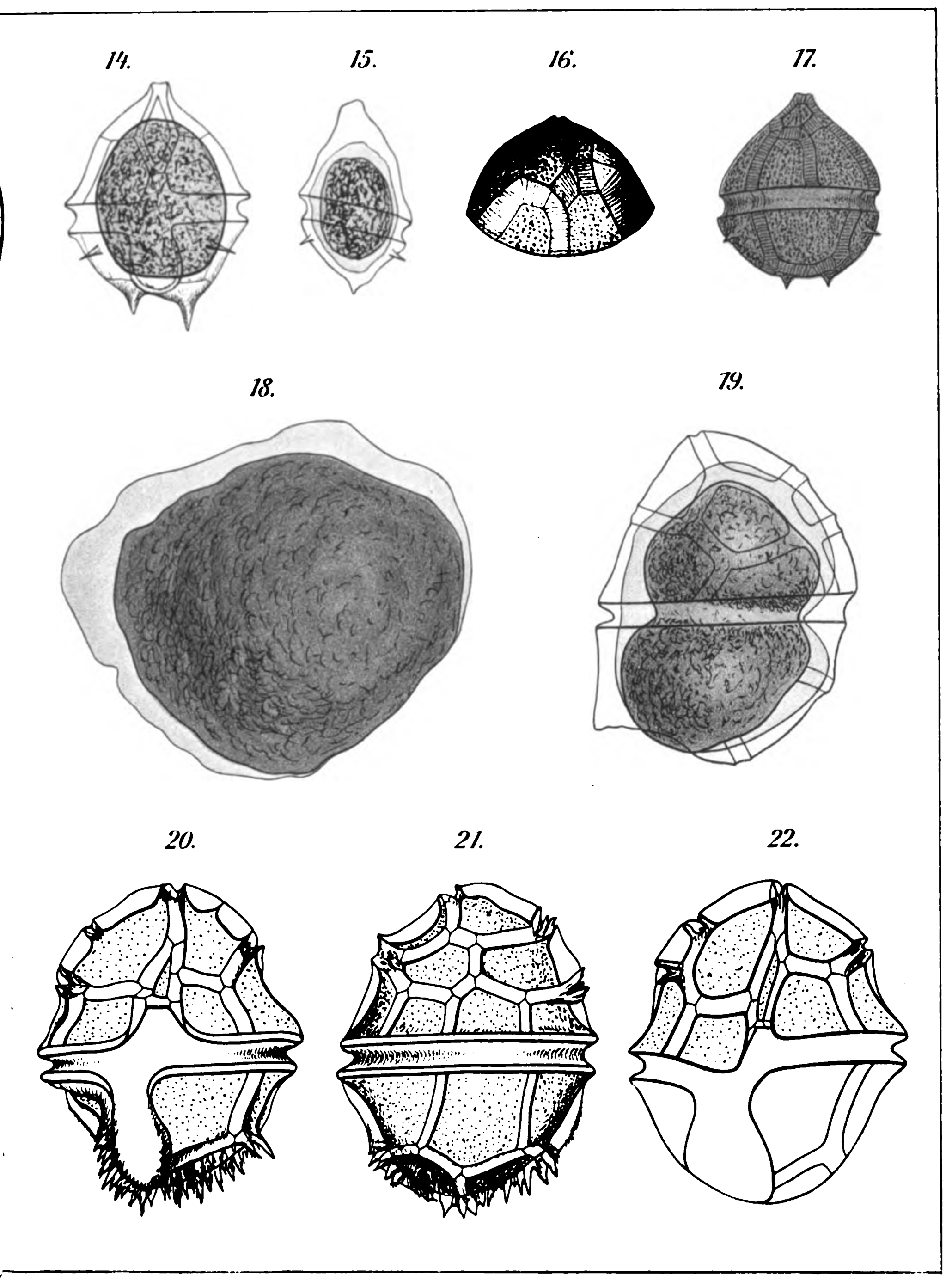
funden, daß Erschütterungen die Geschwindigkeit der Oscillarien beeinflussen. Kurze Erschütterungen wirken sowohl bei den Oscillarien als auch den Diatomeen beschleunigend. Wiederholte Erschütterungsreize setzen die Geschwindigkeit wahrscheinlich herab. Außerdem hat er wie HARDER das für *Nostoc*-Hormogonien getan hat, nachgewiesen, daß für die Geschwindigkeit der Oscillarien die VAN 'T HOFF'sche Regel gilt. Die Pendelbewegung, von der die Oscillarien ihren Namen haben, faßt er als eine Wirkung der Kontraktilität des Fadens auf. NIENBURG.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.



Lindemann gez.

Verlag von Gustav Fi



Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.

